



annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1978

Vol. 10. N° 1

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

R 10 (1) 1-148 (1978)

AZEA10.1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, R. BOUCHET, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON,
G. FAUCONNEAU, G. JOLIVET, R. PÉRO.

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

- J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du sol, C. N. R. A.
- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur scientifique du Centre de Recherches de Nantes, 44076 Nantes.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.
- A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
- J. PARDE, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès. Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales d'Hydrobiologie.

- J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. Pour les « Annales de Biochimie animale, Biochimie, Biophysique », Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 Jouy-en-Josas.

- C. THIBAUT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

Annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1978

Vol. 10 . N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

**Etude de la dynamique saisonnière
d'une population du Puceron
du Pois *Acyrtosiphon pisum* Harris dans les luzernières
Rôle des ennemis naturels**

R. BOURNOVILLE

avec la collaboration technique de P. CANTOT

Station d'Amélioration des Plantes fourragères,
Laboratoire d'Ethologie et d'Ecologie des Insectes, INRA,
86600 Lusignan

Résumé

Durant 3 années, on a prélevé au filet-fauchoir et capturé aux pièges colorés, les populations du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum* Harris dans des luzernières d'âge différent. Cet aphide est holocyclique dans les conditions de l'étude. L'éclosion des œufs d'hiver est très précoce (février). On note un premier accroissement des effectifs de l'aphide avant la première coupe de la luzerne. Après une raréfaction des populations estivales, on observe un second maximum à l'automne. On présente l'inventaire des prédateurs potentiels du puceron dans les parcelles étudiées. Les résultats font ressortir par ordre d'effectifs décroissants les Araignées, les Nabidae, les Coccinellidae, les Staphylinidae les Anthicidae, les Hemerobiidae et Chrysopidae, et les Carabidae. Les espèces aphidiphages ne supportent pas les variations d'effectifs de l'aphide. L'Aphidiidae *Aphidius ervi*, assez lié au couvert végétal, est un agent de régulation du puceron au moins lors des deux premières pousses annuelles. Lorsque la luzerne couvre suffisamment le sol, on relève environ le tiers des pucerons mycosés au moment du maximum printanier des populations de pucerons. Les liaisons entre l'aphide et les agents biologiques sont très nettement arrêtées lors de la troisième pousse du végétal, lorsque les populations de l'aphide sont minimums. Le rôle complexe de la fauchaison est discuté.

Dans les prélèvements d'insectes que nous avons effectués dans les luzernières situées de la Marne à l'Aude, le Puceron du Pois *Acyrtosiphon pisum* Harris figure comme une espèce constante, capturée pratiquement dans cent pour cent des relevés. C'est de plus un aphide particulièrement abondant dont les effectifs représentent à Lusignan (Vienne) les trois quarts des phytophages d'importance agronomique que nous avons déterminés. En fait, cette dominance n'a pas impliqué une attention particulière en France à l'égard de cette espèce qui est pourtant nuisible au moins par son rôle dans les transmissions virales (Fraval, 1969). En Europe, on dispose en revanche d'un certain nombre de travaux sur la dynamique de cet aphide en rapport notamment avec son parasitisme par un Hyménoptère Aphidiidae : *Aphidius ervi* Hal. (Sary, 1962, 1968, 1974, Hozak ; 1970 ; Kralovic, 1970). Nous avons étudié durant 3 années successives la dynamique saisonnière d'*A. pisum* en nous attachant

aux rôles du végétal et des ennemis naturels ⁽¹⁾. L'évolution des populations du Puceron et des facteurs biotiques qui contrôlent l'Aphide font l'objet de cette note. Les relations avec le végétal sont décrites par ailleurs (Bournoville, 1977). Parmi les études récentes traitant de l'ensemble « aphides de la luzerne — ennemis naturels », citons en Pologne le travail de Bankowska *et al.* (1975) et en Californie celui de Neuenschwander *et al.* (1975).

Méthodes d'étude et matériel utilisé

1. — Lieux de prélèvement. Données générales sur la culture

Les prélèvements d'insectes ont été réalisés dans des parcelles de luzerne cultivées pour la production fourragère, d'environ 3 ha, situées sur le domaine de la Station INRA de Lusignan (86600). Nous adopterons une convention de vocabulaire concernant l'âge des champs : par A 0, nous désignerons une parcelle de l'année semée courant avril, en sol nu. L'année suivante, cette culture sera dénommée A 1, et deviendra A 2, 2 ans après le semis. En régime normal de fauchaison, l'année d'implantation, la luzernière est coupée trois fois, entre le 1^{er} et le 15 juillet, entre le 15 et le 30 août et vers le 1^{er} novembre. Les années suivantes, elle est fauchée une quatrième fois vers le 20 mai en plus des dates précédentes. Ces coupes interviennent lorsque le végétal atteint le début de la floraison. Cette exploitation est parfois perturbée par la médiocre repousse du végétal, ce qui, nous le verrons, a des conséquences pour les populations d'insectes.

2. — Méthodes de relevés

Les insectes sont capturés avec un filet-fauchoir ou aux pièges colorés à eau.

A. — Fauchage.

Pratique de la méthode.

Nous donnons cinq séries de cinq coups de filet, chaque coup étant donné sur un pas, les séries étant séparées par cinq pas sans fauchage. Ce prélèvement est fait au milieu du champ en suivant les lignes de semis. Il est réalisé aux environs de 16 h, de la mi-mars à la dernière coupe annuelle ou, si celle-ci n'a pas lieu, au début novembre. Le fauchoir comporte un manche de 1 m ; son diamètre d'ouverture est de 30 cm.

Discussion.

L'utilisation du fauchoir dans la luzernière est controversée. On trouvera une analyse de Lamotte, Gillon, Ricou (1969) à ce sujet. Cependant, les critiques que faisait déjà Chauvin (1960) au sujet de l'utilisation de cet instrument, portaient sur la méthodologie d'études biocœnotiques. Il est bon de citer des exemples plus précis relatifs aux aphides de la luzerne. A propos de l'échantillonnage de *Therioaphis*

⁽¹⁾ Bournoville R. 1975. Etude de la dynamique saisonnière du Puceron du Pois. *Acyrtosiphon pisum* Harris et de quelques facteurs qui la déterminent. Thèse Doc. 3^e cycle. Université Paris VI, 64 p. + annexes.

maculata Buck., Nielson (1957) conclut à la valeur du comptage des pucerons sur des feuilles à trois niveaux (médian, supérieur et inférieur) répété au moins dix fois tous les dix à cinquante pas. Forsythe et Gyriso (1963) dans leur étude sur le Puceron du Pois préconisent le ramassage des 15 cm terminaux de cent tiges de luzerne, sans déranger les pucerons qui se trouvent sur ces pousses. Saugstad *et al.* (1969) se sont intéressés à la valeur des captures au filet-fauchoir dans l'échantillonnage d'Homoptères du champ de luzerne, dont *A. pisum*. Selon leurs conclusions, l'époque de l'année et la hauteur du végétal sont les variables influençant les captures du Puceron. Ces auteurs reconnaissent l'intérêt du fauchoir pour déterminer l'abondance saisonnière relative des insectes de la luzernière, mais notent que cet instrument ne permet aucune conclusion sur l'abondance absolue des espèces à l'unité de surface. Cependant des raisons liées au comportement de l'aphide justifient l'utilisation du fauchoir. Le Puceron du Pois est toujours localisé dans les parties hautes du feuillage que le filet échantillonne. En second lieu, ce puceron ne se rencontre pas sous forme de colonies denses ; il s'agit plutôt d'individus entourés de quelques larves. Il y a donc intérêt à opérer les relevés sur une surface suffisante. Ces considérations n'excluent pas bien sûr les critiques que l'on doit porter au filet-fauchoir. L'irrégularité des coups en est une des moindres, en rapport surtout avec le soin apporté par l'expérimentateur ; l'évaluation de la surface prospectée par le fauchoir est impossible à préciser, tout au moins directement. Enfin, dans la décade suivant la coupe, les tiges lignifiées de la base des plantes empêchent l'utilisation de l'instrument ; c'est d'autant plus vrai que l'on travaille sur une culture âgée.

Le fauchoir nous est donc apparu comme une méthode de prélèvement adaptée à l'étude de la dynamique d'*A. pisum*, sous réserve de connaître ses limites et de s'efforcer de la compléter lorsqu'elle est déficiente. Bankowska *et al.* (1975) et Neuenschwander *et al.* (1975) ont également utilisé le filet dans leurs études, en y adjoignant des procédés complémentaires.

B. — Piégeage aux récipients colorés remplis d'eau.

Pratique de la méthode.

Nous avons utilisé des assiettes creuses sans rebord, en matière plastique, de 25 cm de diamètre. Nous les avons colorées avec une peinture jaune bouton d'or (référence Ripolin 514) qui avait été recommandée, au sein d'un groupe de chercheurs pratiquant le piégeage des aphides, en vue d'uniformiser les méthodes de travail. Trois de ces assiettes sont fixes ; elles sont disposées respectivement sur le sol, à 50 et à 100 cm de hauteur, sur un support commun, sur des tiges verticales plantées en ligne à environ 20 m les unes des autres. Nous avons placé trois assiettes dont le niveau suivait le haut de la végétation, c'est-à-dire qu'après une coupe, elles se trouvaient au niveau du sol et avant la fauchaison, elles pouvaient atteindre dans les cas les plus favorables un peu plus de 1 m. Ces assiettes sont posées sur des supports cousés qui se coincent au niveau désiré, par simple gravité, dans des tiges verticales de fer rond.

Discussion.

L'étude de ce type de piégeage est en soi un sujet de recherches (Roth, 1971) ; aussi soulignerons-nous seulement quelques faits généraux au sujet de l'utilisation

des récipients colorés pour la capture des aphides. Le jaune bouton d'or s'avère généralement la couleur la plus attractive non seulement pour les Aphides (Moericke, 1955) mais aussi pour les Diptères (Brunel et Langouet, 1970). Encore faut-il s'assurer que la fabrication d'une peinture d'une telle teinte soit standardisée (Van Emden, 1972) et qu'à l'utilisation elle ne s'altère pas (Taylor et Palmer, 1972).

En ce qui concerne la forme des pièges, un cercle est *a priori* la forme la plus logique puisqu'il ne présente pas de direction privilégiée d'attraction. Brunel et Rabasse (1975) estiment qu'à surface égale, le taux des captures globales est plus important pour les pièges ronds que pour les pièges carrés. Rabasse *et al.* (1976) ont calculé, dans des cultures de carottes, les indices de diversité des espèces de pucerons attrapés en fonction de la taille des pièges. Ces indices se stabilisent à partir de pièges de 20 à 40 cm de côté mais on ne trouve pas de loi de variation des captures des diverses espèces selon la surface. Au sujet de la hauteur de piégeage, Robert *et al.* (1974) ont publié une étude sur le piégeage d'aphides en culture de pomme de terre. En utilisant des cuvettes fixes (placées à 0 et à 70 cm de haut), ces auteurs montrent que généralement, la majorité des espèces vivant sur Dicotylédones herbacées est attrapée de préférence par les pièges « bas », les espèces vivant sur les arbres ou monocotylédones le sont par les assiettes « hautes ». Cependant, ces auteurs mentionnent dans leurs études, que les fanes de pomme de terre n'ont jamais recouvert les cuvettes basses. Ce ne sont absolument pas les conditions de notre piégeage où nous verrons que l'influence du couvert végétal est déterminante.

Résultats

1. — Les variations saisonnières des populations du puceron du pois

Dans les conditions de notre étude, le Puceron du Pois est holocyclique et monocélique.

A. — Répartition des diverses morphes lors de l'année.

Nous avons déterminé les morphes d'*A. pisum* en 1973 sur deux parcelles respectivement en A 0 et A 2 (fig. 1a et 1b). Cette répartition est effectuée sur cent pucerons, exception faite en début d'année et lors des coupes, lorsque l'effectif capturé au fauchoir est moindre. Les fondatrices adultes sont essentiellement prélevées courant avril ; quelques individus de cette première génération peuvent encore l'être début mai. Les virginopares leur font suite avec une manifestation relativement modérée des stades migrants potentiels (nymphes et virginopares ailés) en mai et juin. Durant la fin de l'été et le début de l'automne, ce sont essentiellement les virginopares aptères juvéniles ou adultes que l'on capture au fauchoir. Les relevés de 1973 prouvent l'importance de la dernière coupe pour la réalisation des générations sexuées. En effet, dans la parcelle A 2, la fauchaison qui a eu lieu vers le début d'octobre a entravé la formation de sexués. En revanche, par la parcelle A 0 où la croissance de la plante n'a pas été jugée suffisante pour justifier une fauchaison, on a trouvé à partir du début novembre, des formes sexuées.

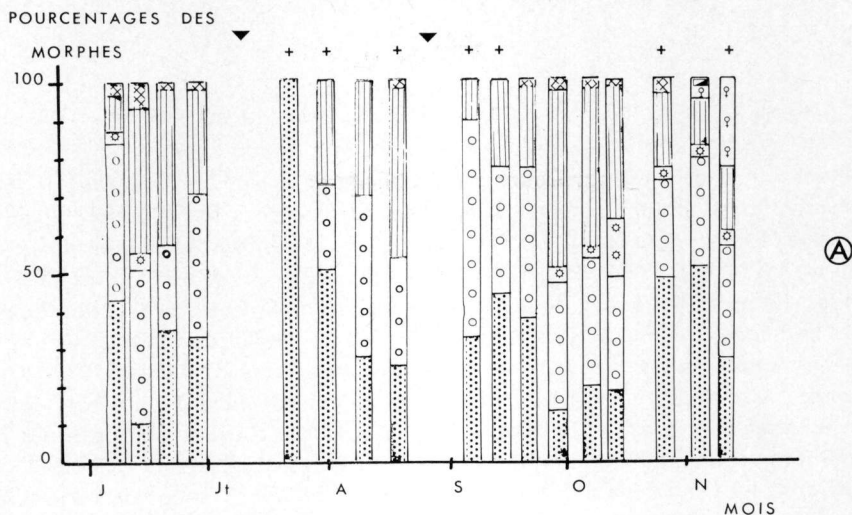


FIG. 1a. — Répartition (p. 100) des morphes d'A. pisum dans une luzernière de l'année (1973).

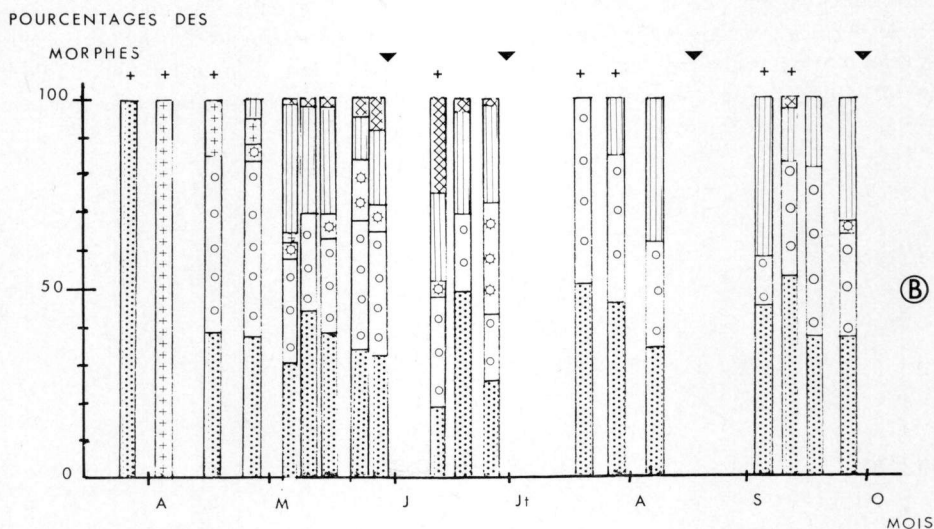


FIG. 1b. — Répartition (p. 100) des morphes d'A. pisum dans une luzernière de 2 ans (1973).

■ LARVES (1-2)

○○○ LARVES (3-4)

⊗⊗⊗ NYMPHES

+++++ FONDATRICES

▨ VIRGINOPARES
APTERES

▩ VIRGINOPARES
AILES

♀♀♀ OVIPARES

♂ MALES APTERES

+ EFFECTIFS INFERIEURS A 100 APHIDES

▼ COUPES

B. — *Éclosion des œufs d'hiver.*

Etant donné qu'il est particulièrement difficile de retrouver les larves de fondatrices dans les conditions naturelles, nous avons placé des lots d'œufs d'hiver, dès leur ponte, à l'extérieur, mais à l'abri de la pluie et de l'ensoleillement direct, lors des hivers 1971-1972, 1972-1973, 1973-1974. La figure 2 présente les courbes d'éclosion obtenues. La première année, le début des éclosions a été très précoce. La deuxième année, la fin des éclosions se situe à la même période que la première année, l'apparition des fondatrices étant cependant plus groupée. Lors de l'hiver 1973-1974, la naissance des aphides a été plus étalée, bien qu'elle ait débuté vers le 17 janvier. Elle a en effet duré presque un mois. L'allure des trois courbes d'éclosion est donc assez différente. Bien qu'il ne s'agisse pas de traitements expérimentaux mais d'observations dans les conditions naturelles, des délais relativement longs de sortie suggèrent en 1974 une levée de diapause de l'œuf d'hiver moins efficace que les autres années. A ce titre, l'examen d'un relevé climatique se rapprochant des conditions thermiques subies par les œufs au niveau du sol (indice actinothermique à 10 cm, fig. 3), montre que l'hiver 1973-1974 a été moins froid que les autres. En ce qui concerne la date d'éclosion précoce de 1972, il n'est pas impossible que le réchauffement de la dernière décade de décembre 1971 ait impliqué un choc thermique favorisant, dès le début janvier, l'apparition des fondatrices.

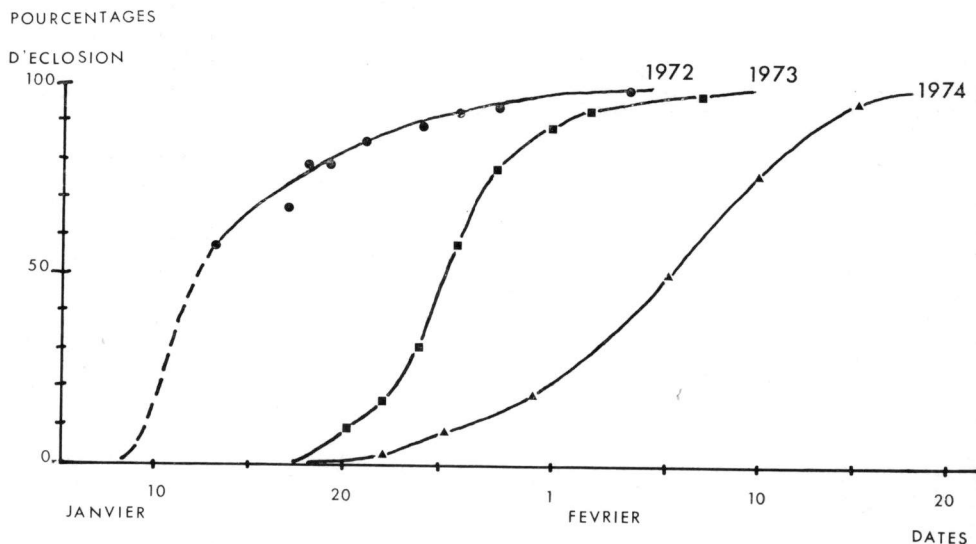


FIG. 2. — Répartition des éclosions des œufs d'hiver du puceron du pois lors de 3 années.

En conclusion de ce paragraphe, il est bon de souligner la précocité de l'éclosion de *A. pisum*. Cockbain et Gibbs (1973) ont rapporté que sur Légumineuses bisannuelles ou pérennes, ils avaient trouvé des fondatrices du Puceron du Pois à la mi-février mais que la plupart n'éclosaient qu'au début mars.

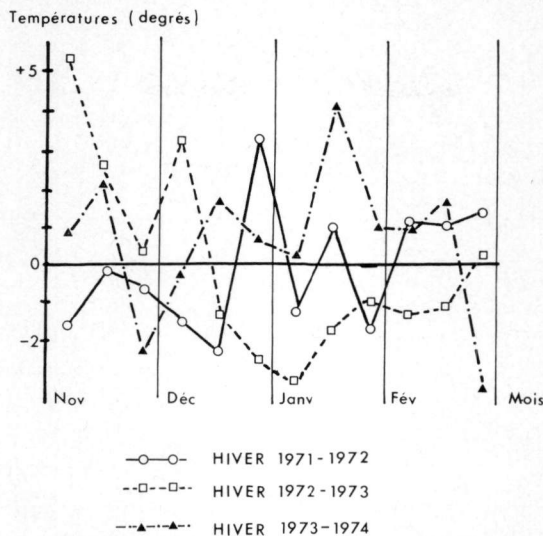


FIG. 3. — Indices actinothermiques à 10 cm de hauteur lors des hivers des années d'étude.

C. — Alimentation des premières générations annuelles.

La base des tiges avec ses bourgeons dormants est un bon aliment pour les fondatrices en même temps qu'elle leur offre un abri. Bonnemaïson (1972) a souligné l'importance de l'état phénologique du végétal pour assurer le maintien des fondatrices nouvellement écloses de *Rhopalosiphum insertum* Wlk, *Dysaphis plantaginea* Pass. et *Aphis pomi* De Geer, qui n'arrivent pas à trouver de quoi s'alimenter sur les variétés tardives de Pommier.

D. — Variations des populations de virginopares.

Nous avons capturé les deux formes colorées (verte et rouge) du Puceron.

La forme rouge du Puceron du Pois.

Dès les fondatrigeniae, des individus rouges apparaissent. Signalons à leur sujet qu'ils sont toujours en nombres très inférieurs aux individus verts. Dans quatre-vingt-quinze relevés effectués au cours de trois années, la proportion de la forme rouge n'a jamais dépassé 30 p. 100. Elle semble même passer par un optimum aux faibles densités pour décroître ensuite comme nous le prouve le tableau 1.

En Finlande, Markkula (1963) a signalé la dominance de la forme verte sur la forme rouge. En Pologne, Jasienska-Obrebska (1964) rapporte cependant que la forme rouge peut dominer à partir de la fin août. Dans ce même pays, Wegorek et Hejna (1968) notent également qu'à la fin de la période de végétation, le pourcentage de la forme rouge s'accroît jusqu'à environ 40 à 50 p. 100.

TABLEAU 1

Importance de la forme rouge d'A. pisum selon l'abondance des populations

Classes d'abondance d'A. pisum (nombre d'individus)	50-100	100-200	200-500	500-1 000	1 000-2 000
Nombre d'observations	13	20	26	21	5
Pourcentage de la forme rouge par rapport au total	14,6	22,0	19,7	16,0	12,2

Éléments recueillis par les prélèvements au filet-fauchoir.

Les figures 4a et 4b illustrent d'une part l'évolution des populations d'A. pisum sur une même parcelle lors de 3 années consécutives et d'autre part, la courbe des effectifs du Puceron du Pois en 1973 sur des parcelles d'âge différent. Elles appellent les remarques suivantes :

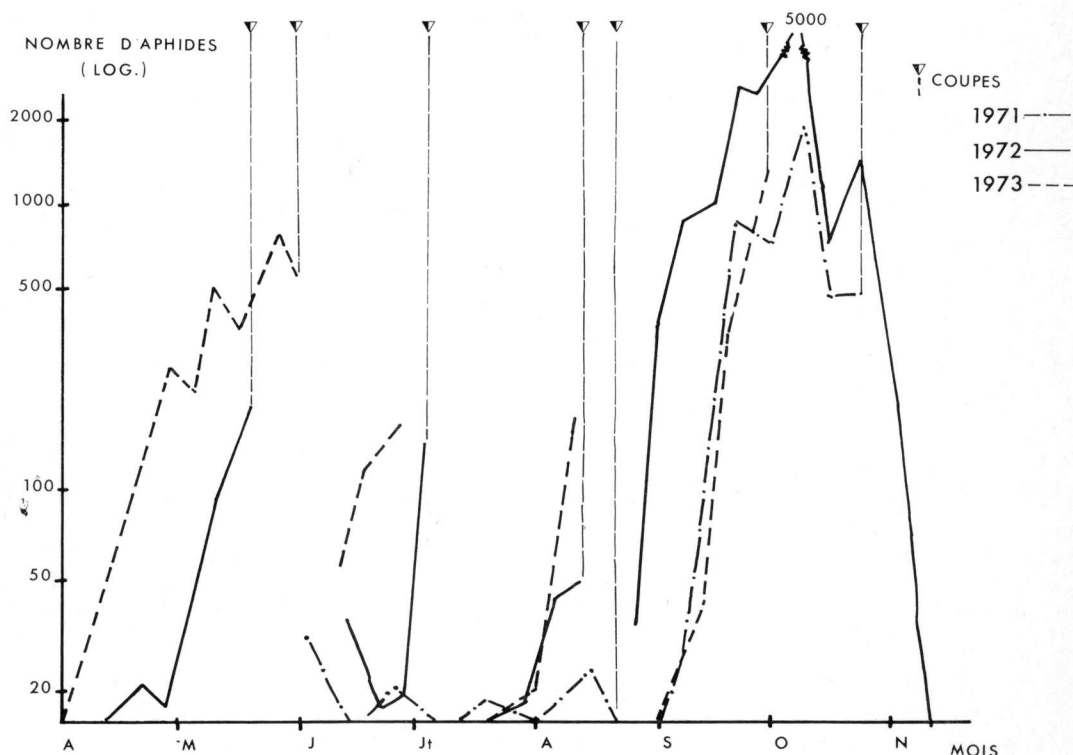


FIG. 4a. — Evolution des populations du puceron du pois, sur une même parcelle, au cours de 3 années successives.

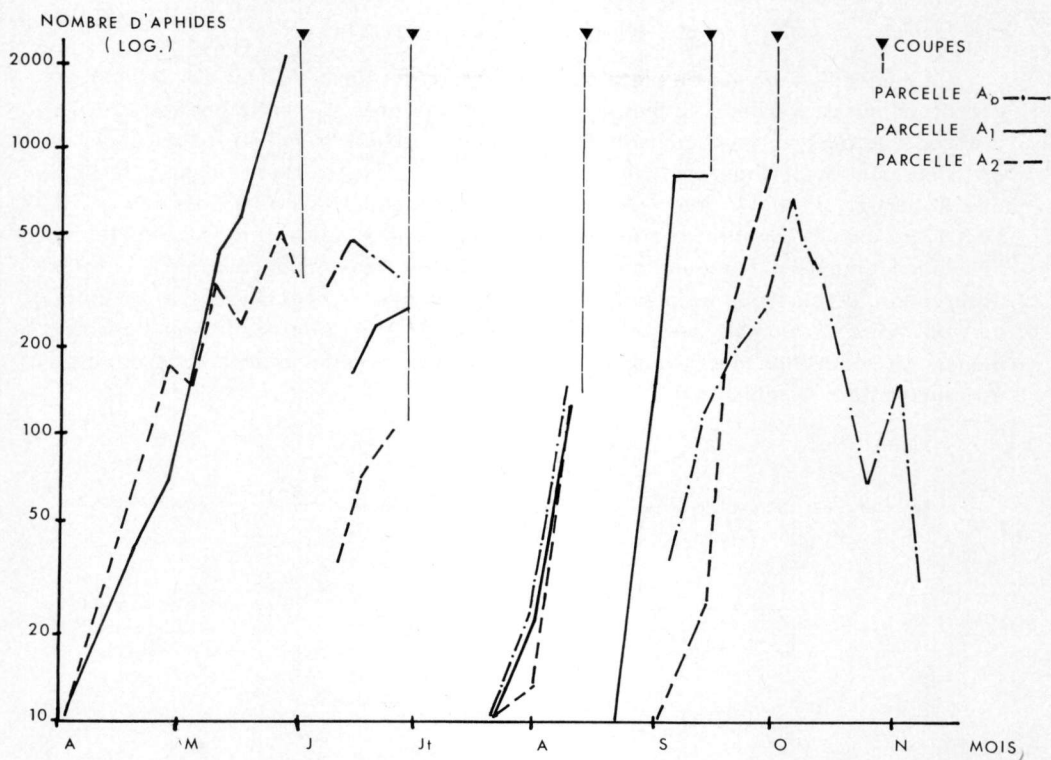


FIG. 4b. — Evolution des populations du puceron du pois, en 1973, sur trois parcelles d'âge différent.

— Il y a deux maximums d'effectifs du Puceron du Pois, l'un à la fin du printemps, l'autre dans le courant de l'automne. Les pousses estivales de luzerne ne portent que des effectifs réduits du Puceron du Pois. Ces caractères ont été mis en évidence dès les premières études relatives à la dynamique d'*A. pisum* (Dunn et Wright, 1955) et également soulignés par les études postérieures (Hozak, 1970), bien que Stary (1968, 1974) rapporte trois à quatre pics du niveau des populations de ce puceron (printanier, printanier-estival, parfois estival et automnal). Les effectifs les plus abondants que nous avons constatés sont de 5 000 individus pour vingt-cinq coups de filet-fauchoir.

— L'année A 1 de culture supporte le maximum d'effectif d'*A. pisum*. L'examen des populations d'une même parcelle lors de 3 années successives autant que celui des effectifs de trois parcelles d'âge différent une même année le prouve. Il est certain que le peuplement végétal de la luzerne est à son maximum d'homogénéité à cet âge. En A 0, il ne devient plus dense qu'à compter du mois de juillet, et en A 2, il comporte déjà des adventices (graminées ou autres).

— Le maximum automnal d'effectif est plus élevé que son équivalent de la fin de printemps. Il est d'ailleurs essentiellement dû aux sexupares et à des formes immatures et non à des sexués adultes.

— Les coupes interfèrent de façon extrêmement marquée sur la dynamique des populations d'*A. pisum*.

Éléments recueillis par les captures aux pièges colorés.

Ce piégeage a été mis en place pour la capture des formes ailées d'*A. pisum*. Les effectifs capturés, d'ailleurs faibles, s'observent à peu près lors de la période où l'on a attrapé les ailés au fauchoir (soit de la mi-mai au début de juillet), ce qui indique grossièrement la période des vols de contamination. C'est surtout au mois de juin que Robert *et al.* (1974) notent *A. pisum* dans leurs captures aux pièges jaunes. Il s'est avéré que les assiettes colorées reflétaient également, pour les morphes aptères, l'évolution globale des populations. Roth (1971) a précédemment effectué une telle observation. Il pense que les pièges étant en contact avec le végétal, ils sont toujours plus ou moins surplombés par celui-ci, les formes aptères se laissant choir dans ces pièges. La répartition des niveaux de captures chez diverses morphes de l'aphide est fournie dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Répartition des captures des diverses morphes d'A. pisum selon le niveau des pièges colorés

Morphes	Hauteur de piégeage				Pourcentage de captures à un niveau supérieur ou égal au végétal
	0 cm	50 cm	100 cm	couche végétale variable	
Ailés	22,4	22,4	37,4	17,8	71,5
Aptères	77,7	12,9	1,5	7,8	20,3
Larves	81,9	8,5	1,5	8,1	16,2

E. — *Les sexués et la ponte des œufs d'hiver.*

Il est bon de rappeler ici que l'exécution d'une coupe peut limiter l'apparition des sexués et entraver par là même le dépôt des œufs d'hiver. On peut poser le problème de la rencontre des sexes, les mâles étant peu nombreux et la population d'aphides relativement dispersée. Au champ, on retrouve les œufs essentiellement sur les petites repousses de la base de la luzerne, généralement à la face supérieure des folioles. Leur densité est relativement médiocre, un maximum de vingt-cinq œufs au mètre carré ayant été compté sur six champs échantillonnés lors de deux années successives. Cependant, nous avons trouvé des œufs d'hiver du Puceron du Pois sur des adventices (en particulier sur *Veronica persica* Poir). Cela laisse bien présager de possibilités d'hivernation d'*A. pisum* sur diverses plantes dans les bordures de champs.

2. — *Inventaire des facteurs biotiques agissant sur le Puceron du Pois*

A. — *Les prédateurs.*

La liste des principaux genres et espèces capturés est fournie dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Liste des principaux genres et espèces de prédateurs du Puceron du Pois capturés dans les luzernières

Ordre	Famille et sous-famille	Genres et espèces
Aranéides	Drassidae	<i>Drassodes</i> sp.
		<i>Xysticus cristatus</i> Cl.
	Thomisidae	<i>Xysticus Kochi</i> Th.
		<i>Xysticus lanio</i> Ck.
		<i>Xysticus ferrugineus</i> M.
		<i>Misumena vatia</i> Cl.
		<i>Synema globosum</i> F.
		<i>Philodromus aureolus</i> Cl.
		<i>Thomisus onustus</i> Walk.
		<i>Theridion ovatum</i> Cl.
		<i>Saitis barbipes</i> S.
		<i>Heliophanus Kochi</i> E.S.
		<i>Pisaura mirabilis</i> Cl.
		<i>Pardosa</i> sp.
Hétéroptères	Pisauridae	<i>Pardosa agrestis</i> Westr.
	Lycosidae	
	Argiopidae	
	Erigoninae	<i>Erigone dentipalpis</i> Wider
		<i>Linyphia clairi</i> Es.
	Linyphiinae	<i>Linyphia furtiva</i> Camdr.
		<i>Linyphia triangularis</i> Cl.
	Tetragnathinae	<i>Pityohyphantes</i> sp.
		<i>Leptyphantes</i> sp.
Coléoptères	Argiopinae	<i>Pachygnatha</i> sp.
	Anthocoridae	<i>Araneus</i> (groupe <i>angulatus</i> Cl.)
		<i>Araneus</i> (groupe <i>quadratus</i> Cl.)
	Nabidae	<i>Araneus</i> (groupe <i>ceropegia</i> W.)
		<i>Araneus cucurbitinus</i> Cl.
		<i>Araneus</i> (groupe <i>pygmaeus</i>)
		dont <i>A. rufulus</i> E.S.
		<i>Mangora acalypha</i> Wlk.
		<i>Orius niger</i> Wolff
		<i>Orius minutus</i> L.
		<i>Nabis ferus</i> L.
		<i>Nabis pseudoferus</i> Rem.
		<i>Nabis feroides</i> Rem.
	Carabidae	<i>Dromius</i> sp.
		<i>Metabletus</i> sp.
		<i>Bembidion</i> sp.
		<i>Asaphidion flavipes</i> L.
	Staphylinidae	<i>Trechus quadristriatus</i> Schr.
		<i>Tachyporus hypnorum</i> Fall.
		<i>Xantholinus</i> sp.
		<i>Philonthus</i> sp.
		<i>Paederus</i> sp.
		<i>Astenus</i> sp.
	Coccinellidae	<i>Propylaea 14 punctata</i> L. = P. 14 p.
		<i>Coccinella 7 punctata</i> L. = C. 7 p.
		<i>Coccinella 11 punctata</i> L. = C. 11 p.
		<i>Coccinula 14 pustulata</i> L. = C. 14 p.
		<i>Tytthaspis sedecimpunctata</i> L. = T. 16 p.
		<i>Adonia variegata</i> G. = A. v.
		<i>Rhizobius litura</i> F. = R. l.
		<i>Scymnus</i> sp. = S

TABLEAU 3 (suite)

Neuroptères	Chrysopidae	<i>Chrysopa carnea</i> Step.	
		<i>Chrysopa phyllochroma</i> Wes.	
	Hemerobiidae	<i>Micromus variegatus</i> F.	
		<i>Nesomicromus paganus</i> L.	
		<i>Nesomicromus angulatus</i> Step.	
Diptères	Syrphidae	<i>Melanostoma mellinum</i> L.	= M. m.
		<i>Sphaerophoria scripta</i> L.	= S. s.
		<i>Syrphus corollae</i> Fabr.	= S. c.
		<i>Platychirus albimanus</i> Fabr.	= P. a.
		<i>Platychirus scutatus</i> Meig.	= P. s.
		<i>Platychirus clypeatus</i> Meig.	= P. c.
		<i>Platychirus immarginatus</i> Zett.	= P. i.
		<i>Platychirus</i> sp.	= P.
		<i>Sphaerophoria menthastri</i> L.	= S. m.
		<i>Melanostoma scalarae</i> Fabr.	= M. s.
		<i>Epistrophe balteata</i> Deg.	= E. b.
		<i>Syrphus vitripennis</i> Meig.	= S. v.
		<i>Syrphus ribesii</i> L.	= S. r.
		<i>Scaeva pyrastris</i> L.	= S. p.

a) Les Araignées.

Sur l'ensemble des effectifs d'araignées capturées lors des années 1972 et 1973, les familles se répartissent de la façon suivante :

	p. 100
Drassidae	0,4
Thomisidae	22,3
Salticidae	1,2
Theridiidae ...	1,6
Argiopidae ...	59,5
Pisauridae	0,1
Lycosidae	1,4
non déterminées	13,5

Les individus non déterminés sont généralement de très jeunes stades. D'après les mœurs de ces diverses familles, on peut dire qu'environ 30 p. 100 des araignées que nous avons capturées sont errantes et 70 p. 100 appartiennent à des espèces tissant des toiles. La répartition par famille est fonction du mode de prélèvement. Parmi les travaux consacrés à la faune arachnologique des luzernières, on notera dans l'étude d'Howell et Pienkowski (1971), réalisée en Virginie, l'emploi entre autres procédés, du fauchoir. Ces auteurs signalent les pourcentages suivants d'Argiopidae et de Thomisidae 59,1 et 23,6. Dans nos prélèvements, on soulignera l'importance d'une Argoipidae : *Mangora acalypha* et parmi les Thomisidae du genre *Xysticus*

puisque ces araignées représentent respectivement 43 p. 100 et 18 p. 100 de l'ensemble des araignées déterminées. La convenance alimentaire des diverses proies des araignées est rarement précisée. D'après nos études en cours, le Puceron du Pois est moins favorable à la vie larvaire de *Xysticus cristatus* que les Hétéroptères Miridae.

b) Les Anthocoridae.

Les effectifs d'*Orius* sont faibles et estivaux. Ce ne sont donc certainement pas des prédateurs actifs du Puceron du Pois. En revanche, sur les luzernes en fleur, destinées à la production grainière, les Anthocoridae sont abondants. Ils y trouvent de nombreux Thysanoptères et probablement une alimentation pollinique (Fauvel, 1974).

c) Les Nabidae.

Nabis ferus L. représente les trois quarts de ces punaises. Les adultes hivernent et on les retrouve dès le début avril. Ceux de la nouvelle génération s'observent de septembre à la mi-octobre. Ils coïncident donc avec l'accroissement automnal des populations du Puceron du Pois. En Pologne, Strawinski (1964) souligne que *N. ferus* est une espèce des zones herbacées, attaquant en particulier *A. pisum*. Ricou (1967) signale pour sa part que *N. ferus* est l'Hétéroptère prédateur le plus commun de la prairie permanente et qu'il consomme Miridae, Cicadellidae et Aphididae. Nous avons en cours une étude sur le régime de *N. ferus*. Le Puceron du Pois n'est pas un aliment optimal pour la punaise, mais il permet tout de même d'accomplir le cycle complet de l'Hétéroptère.

d) Les Carabidae.

On a récolté fort peu de Carabes au filet-fauchoir. On est très loin des listes fournies dans la littérature qui se rapportent cependant le plus souvent à des captures effectuées au moyen de pots-pièges (par exemple trente-huit espèces en Tchécoslovaquie selon Obrtel, 1968). D'ailleurs, Deseo (1960) en Hongrie, dans son étude des niveaux faunistiques de la luzernière, trouve qu'aucune espèce de Carabe n'est typique de la couche supérieure de la végétation. En l'absence d'études sur les déplacements des Carabidae lors du nyctémère, on ne peut que constater leur médiocre abondance dans la zone que nous échantillons.

e) Les Staphylinidae.

La grande majorité des captures de staphylins est réalisée sur la première pousse (79 p. cent en 1972 ; 95 p. cent en 1973). On soulignera la dominance de *Tachyporus hypnorum* Fall. (65,6 p. cent en 1972 et 63,0 p. cent en 1973). La présence de cette espèce est précoce (de la mi-avril à la fin mai). Elle coïncide avec celle des fondatrices et fundatrigeniae. On est loin avec ces captures des vingt-cinq genres et cinquante-quatre espèces de Staphylinidae trouvés dans les pots-pièges par Obrtel (1962) qui signale un pic estival d'effectifs. Chauvin (1965) rapporte pour sa part que Geiler a dénombré quatre-vingt-deux espèces de staphylins dans les luzernières dont 60 p. 100 sont sapro-

phages et 40 p. 100 carnivores. Les genres *Tachyporus* et *Philontus* sont particulièrement représentés tant dans l'étude d'Obrtel (1962) que dans celle portant sur la prairie permanente de Ricou (1967).

f) Les *Coccinellidae*.

Les Coccinelles se trouvent en majorité sur les deux premières pousses annuelles. On a en effet relevé les pourcentages suivants d'effectifs, selon l'exploitation de la culture (résultats de 1973).

— en 1 ^{re} pousse :	56,3 p. 100 de l'effectif total des coccinelles			
— en 2 ^e — :	28,4 p. 100	—	—	—
— en 3 ^e — :	12,2 p. 100	—	—	—
— en 4 ^e — :	3,1 p. 100	—	—	—

On a récolté relativement peu de larves (9,6 p. 100 de l'effectif total). Dans leur étude sur les *Coccinellidae* des luzernières, Pruszyński et Lipa (1971) mentionnent également 86 p. 100 d'adultes. La répartition des espèces selon l'âge de la culture est présentée dans le tableau 4 d'après l'ensemble des relevés de 1972 et 1973.

TABLEAU 4

Abondance relative des espèces de Coccinellidae selon l'âge de la luzernière

Age de la culture	Espèces (cf. tabl. III)								Total
	<i>P. 14 p.</i>	<i>C. 7 p.</i>	<i>C. 11 p.</i>	<i>C. 14 p.</i>	<i>T. 16 p.</i>	<i>A. v.</i>	<i>R. l.</i>	<i>S.</i>	
A 0	41,1	26,6	—	12,1	4,0	16,2	—	—	100
A 1	59,8	18,6	—	2,4	1,8	12,0	4,8	0,6	100
A 2	69,7	12,1	0,5	4,6	3,0	3,5	5,6	1,0	100

Nos résultats sont sensiblement comparables à ceux des auteurs polonais qui font ressortir que dans les luzernières, *P. 14 punctata* domine suivie de *C. 7 punctata* (Pruszyński et Lipa, 1971), (Bankowska *et al.*, 1975). L'abondance de *C. 7 punctata* n'est peut-être que l'expression de son abondance générale. On la trouve au sortir des lieux d'hivernation, lors des mois d'avril et de mai, puis elle quitte la luzernière. Quant à *P. 14 punctata*, son arrivée est sensiblement décalée d'un mois par rapport à la précédente, mais elle se maintient jusqu'au mois d'août. L'activité prédatrice des Coccinelles s'exerce donc sur le premier accroissement annuel du Puceron du Pois. Diverses études rapportées dans Hodek (1973) ont montré qu'*A. pisum* est un aliment convenable, non toxique, pour diverses Coccinelles. Cependant, on est loin dans nos relevés de la coïncidence présentée en Californie entre les effectifs des coccinelles du genre *Hippodamia* et ceux des aphides de la luzerne (Smith et Hagen, 1966), (Hagen et Van den Bosch, 1968).

g) Les *Chrysopidae* et les *Hemerobiidae*.

Les représentants de ces deux familles se répartissent comme suit :

	Pourcentage de l'ensemble des captures
Hemerobiidae	
<i>Micromus variegatus</i> Fabricius.....	42,5
<i>Nesomicromus paganus</i> Linnaeus	0,9
<i>Nesomicromus angulatus</i> Stephens.....	0,9
Larves.....	17,9
Chrysopidae	
<i>Chrysopa carnea</i> Stephens	3,8
<i>Chrysopa phyllochroma</i> Wesmael	1,9
Larves.....	32,1

Plus de 90 p. 100 de ces relevés de faible abondance ont été effectués après le mois d'août. On sait relativement peu de choses sur ces insectes. *M. variegatus* est un insecte des strates basses, comme *N. paganus* ; *N. angulatus* étant pour sa part eurytope, de même que *C. carnea*. La relative abondance des larves de ces deux familles montre que le cycle de certaines espèces est réalisé dans les luzernières. Il est possible qu'on capture mal les adultes de *Chrysopidae* car certaines espèces de cette famille se laissent tomber avant le passage du fauchoir. Dans leur publication, Bankowska et al. (1975) ne font allusion qu'aux représentants du genre *Chrysopa*.

h) Les *Syrphidae*.

Ce sont les captures de larves de Syrphes qui présentent un intérêt pour notre étude de la répartition des ennemis naturels d'*A. pisum*. Or celles-ci ont été extrêmement rares, de l'ordre de quelques unités. Pourtant on notera l'abondance des captures d'adultes, dont la répartition est fournie dans le tableau 5.

TABLEAU 5

Abondance relative des espèces de *Syrphidae* selon le mode de capture

Mode de capture	Espèces (cf. tabl. 3)													
	M. m.	S. s.	S. c.	P. a.	P. s.	P. c.	P. i.	P.	S. m.	M. s.	E. b.	S. v.	S. r.	S. p.
Fauchoir ..	40,5	25,3	10,1	5,1	2,5	1,3	—	7,6	3,8	1,3	1,3	1,3	—	—
Pièges colo- rés	10,8	35,0	22,4	0,7	—	—	1,8	6,1	1,1	2,1	14,1	2,2	0,4	2,2

Dans le travail de Bankowska et al. (1975) les deux premières espèces de notre liste *Melanostoma mellinum* et *Sphaerophoria scripta* sont mentionnées avec la même dominance. *Platychirus clypeatus* prend la troisième place. Dans nos conditions, on

capture particulièrement bien *M. mellinum* au fauchoir. Or, il s'agit d'une espèce des zones ombragées. *S. scripta* est pour sa part assez typique de la strate herbacée. Cette dernière espèce ainsi que *S. corollae* et *E. balteata* sont fréquemment notées dans les pièges colorés. (Lyon, communications personnelles). En conclusion de ce paragraphe sur les Syrphes, quelques remarques peuvent être formulées :

— la dispersion d'*A. pisum* dans les luzernières ne favorise pas, sauf exception, le dépôt d'œufs des Syrphidae. La ponte de ces diptères demande en effet, pour les espèces aphidiphages, la présence de colonies de Pucerons (Lyon, 1965),

— il est possible que le fauchage, pratiqué en début d'après-midi n'ait pas permis la capture des larves,

— en revanche, selon Lyon, le facteur d'attraction des imagos de Syrphes dans les luzernières pourrait être le pollen (celui des fleurs déclenchées ou celui d'adventices Composées notamment) et à l'occasion, le miellat des pucerons. Ces deux produits constituent en effet des aliments contribuant à la maturation des œufs des femelles.

i) Importance relative des divers prédateurs.

Nous avons classé les divers entomophages que nous venons de citer selon leur abondance. Nous avons obtenu les effectifs du tableau 6 par année et par âge des cultures.

TABLEAU 6

Nombre de prédateurs capturés dans les luzernières d'âge différent

Année	1972			1973		
Age de la culture	A 0	A 1	A 2	A 0	A 1	A 2
Nabidae (ad. + la)	150	245	71	127	85	72
Anthocoridae (ad.)	11	44	17	15	16	2
Coccinellidae (ad. + la)	73	95	114	91	72	88
Hemerobiidae + Chrysopidae (ad. + la)	34	34	27	2	1	6
Araignées (ad. + juvenil.)	480	609	420	355	108	253
Carabidae (ad.)	1	3	1	0	0	7
Staphylinidae (ad.)	6	39	30	14	91	172

Ces nombres nous permettent d'établir des rangs de classement qui sont analysés au moyen du coefficient de concordance de Kendall (en 1972, $w = 0,92$ h. s. ; en 1973, $w = 0,81$ h. s.). Cette comparaison fait apparaître que les divers groupes de prédateurs sont rangés dans le même ordre, lors des trois années de culture d'une luzernière. En moyenne, le classement, par ordre d'effectifs décroissants est le suivant : Araignées, Nabidae, Coccinellidae, Staphylinidae, Anthocoridae, Hemerobiidae et Chrysopidae, Carabidae. Les espèces prédatrices polyphages dominent donc les espèces aphidiphages.

B. — Les parasites.

1. — Le parasitisme primaire.

Les nombreuses études effectuées en particulier par Stary en Tchécoslovaquie ont insisté sur le rôle d'un Aphidiidae : *Aphidius ervi* Hall. dans la régulation des populations d'*A. pisum*. Lors de nos observations au champ, nous avons noté rarement des pucerons « momifiés », c'est-à-dire des aphides collés sur les folioles par le filage du cocon de nymphose du parasite. Nous avons donc choisi d'évaluer le parasitisme par dissection de vingt à trente larves âgées et adultes de pucerons capturés au fauchoir. Cette méthode est signalée par Stary (1974) comme étant de loin la plus convenable pour l'étude du parasitisme. Cependant, bien que les caractères des « masques faciaux » des larves de parasites trouvées permettent de définir certaines espèces (Mackauer et Finlayson, 1967), nous n'avons pas systématiquement effectué le montage de la capsule céphalique du parasite pour les déterminer. Stary fait remarquer que l'abondance relative des imagos de parasites rencontrés est un guide pour la définition des espèces en cause. Dans les captures que nous avons réalisées au filet-fauchoir et aux pièges colorés, le genre *Aphidius* représente selon l'année, 95 à 98 p. 100 des Aphidiidae, le complément étant constitué par le genre *Praon*. On trouve dans Stary (1974) les informations détaillées sur les déterminations des espèces d'*Aphidius* parasitant *A. pisum* dans les luzernières. D'après ces éléments, *Aphidius ervi* est l'espèce dominante trouvée dans nos prélèvements, puisque selon la parcelle et l'année, il représente 75 à 95 p. 100 des *Aphidius* et en moyenne 88,5 p. 100. Cette proportion est identique à celle citée par Stary (1974) dans son étude sur le parasitisme du Puceron du Pois. Bankowska et al. (1975) signalent également la dominance des adultes d'*Aphidius ervi* (63,8 p. cent) dans les luzernières de Pologne. *Praon barbatum* vient en seconde position (19,7 p. 100). Dans nos relevés, c'est *Aphidius picipes* Nees qui représente la presque totalité des autres *Aphidius*. Cette espèce, dans l'étude de Bankowska ne vient qu'en quatrième position, après *Aphidius urticae*.

La figure 5 fait apparaître dans les trois parcelles où nous avons effectué nos prélèvements en 1973, que le taux de parasitisme est important lors de la seconde pousse de luzerne. L'accroissement qu'il manifeste lors de la première pousse ne semble pas trop gêné par la première coupe mais en revanche le pourcentage de pucerons parasités chute après la seconde coupe. La raréfaction des pucerons après la deuxième récolte de fourrage implique l'annulation du parasitisme. Van Den Bosch et al. (1966) ont insisté sur le fait que la coupe, en perturbant le microclimat et les populations de l'aphide, interrompt les liens entre *Aphidius smithi* Sharma et Subba Rao, Aphidiidae très proche d'*A. ervi* et le Puceron du Pois en Californie. Cela a été également montré pour *A. ervi* par Stary (1968). En production fourragère, le fait de couper la luzerne de façon échelonnée, par bandes, rétablit la relation entre le parasite et le puceron, comme l'ont montré les travaux de lutte intégrée dans la luzernière (Van den Bosch et al., 1967). La rupture du parasitisme estival n'empêche pas qu'un certain pourcentage d'aphides soient parasités à l'automne. Rapprochons nos résultats de ceux de la bibliographie. En Tchécoslovaquie, Hozak (1970) relève un pourcentage élevé de parasitisme des fondatrices et des premières générations parthénogénétiques, suivi d'une baisse en été avant un nouvel accroissement automnal. Cette action sur les fondatrices est signalée par Kralovic (1970). Stary, dans un

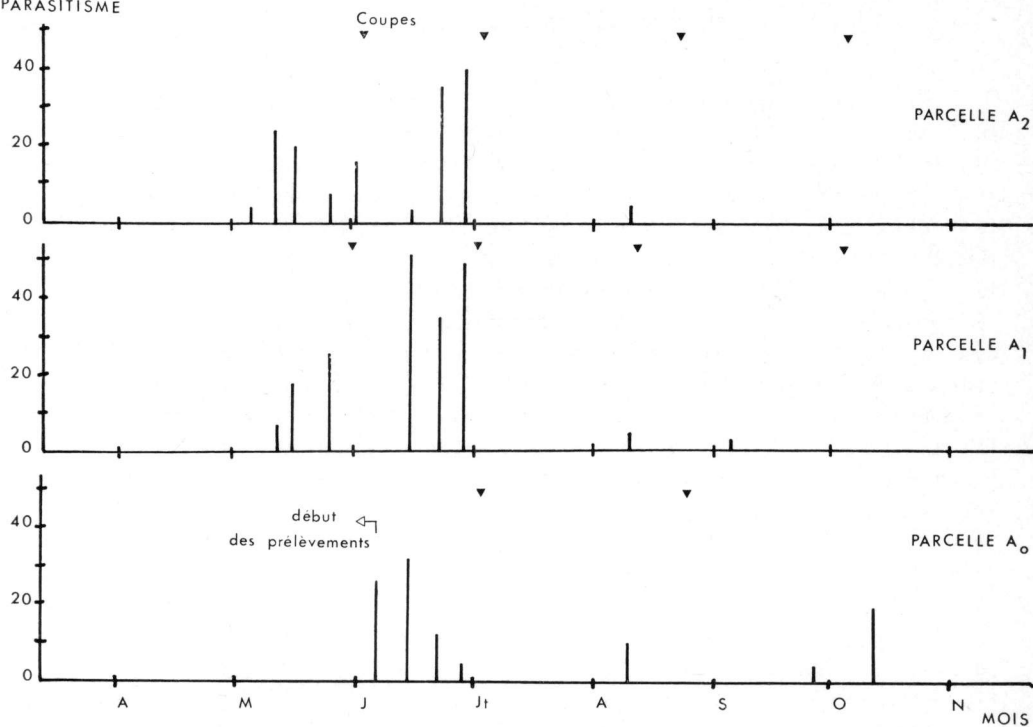
POURCENTAGES DE
PARASITISME

FIG. 5. — Taux de parasitisme de pucerons du pois récoltés dans trois parcelles d'âge différent (1973).

ensemble d'articles (1968-1974) discute un rôle d'*A. ervi* sur le niveau des populations d'*A. pisum*. Il reconnaît que le parasitisme est le facteur de régulation le plus important pour les fondatrices, mais qu'il est fonction du maintien des relations de « dépendance de densité » entre le parasite et l'aphide lors de l'été précédent. Dans notre étude effectuée dans la région de Versailles (1973), nous avons établi la bonne coïncidence d'apparition, à la fin de l'hiver entre les fondatrices du Puceron du Pois et *A. ervi*. Dans nos résultats de Lusignan, il apparaît que le parasitisme a davantage concerné les fundatrigeniae et les premières générations parthénogénétiques que les fondatrices. Nos relevés se rapprochent de ceux de Wegorek et Ruszkiewicz (1968) qui signalent que le parasitisme du Puceron du Pois par *A. ervi* atteint 40 à 60 p. 100.

TABLEAU 7

Répartition (p. 100) des niveaux de capture des adultes d'*Aphidius ervi* dans les pièges colorés

Niveaux	0 cm	50 cm	100 cm	Couche végétale	Pourcentage de captures à un niveau supérieur au végétal
Pourcentage des captures	46,8	17,6	6,3	29,3	35,1

La répartition de nos captures d'*Aphidius ervi* aux pièges colorés est fournie dans le tableau 7. On se rend compte par ces chiffres qu'*A. ervi* est très lié au couvert végétal.

2. — Les hyperparasites.

Le parasitisme secondaire constitue un facteur de limitation du parasitisme primaire. Nous avons précédemment établi, à Versailles (Bournoville, 1973) que l'endoparasitisme par les *Cynipoidea Charipidae* est un élément important à prendre en considération pour l'efficacité de l'action des Aphidiidae parasites du Puceron du Pois. Dans l'étude présente, les *Charipidae Alloxystinae* qui constituent 85 p. 100 des hyperparasites dénombrés dans les pièges jaunes seront seuls pris en compte. La répartition des captures des *Alloxystinae* est fournie dans le tableau 8. Ces résultats prouvent que ces hyperparasites ont très certainement concouru à la limitation du parasitisme primaire lors de la seconde pousse en 1973.

TABLEAU 8

Effectifs des captures aux pièges colorés,
par décades de deux genres d'Aphidiidae (*Aphidius* et *Praon*) et des *Alloxystinae*

Mois	Décades	1972 Luzernière A 1			1973 Luzernière A 2		
		<i>Aphidius</i>	<i>Praon</i>	<i>Alloxyst.</i>	<i>Aphidius</i>	<i>Praon</i>	<i>Alloxyst.</i>
Mars	1						
	2						3
	3	0					1
Avril	1	0					
	2	0			2		1
	3	0			1		
Mai	1	4	3		5		
	2	5			2		
	3	14			10		
Juin	1	3		1	7		3
	2	3		2	3		1
	3	4		1	14	1	3
Juillet	1	10			15		31
	2	44			3		8
	3	23		1	1		6
Août	1	10		5	5	1	3
	2	0		2			
	3	3		7	0		1
Septembre	1	1		3	0		3
	2	1		3	1		2
	3	1			0		
Octobre	1	1			2	1	1
	2	0			0		
	3	0			1		2
Novembre	1				1		4
	2						
	3						

Note : les doubles traits horizontaux figurent les coupes.

Alloxysta macrophadna Hartig (= *A. scutellata* Kieffer) représente 58 p. 100 des captures d'Alloxystinae aux pièges colorés. C'est également cette espèce qui domine dans les résultats de Bankowska (1975). Nous avons également trouvé quelques *Alloxysta victrix* W. W., *Phaenoglyphis picipes* Thm et *Alloxysta infusata* Kief., ce qui est très comparable à la composition qualitative des Alloxystinae que nous avons trouvés à Versailles en 1973.

3. — Les mycoses.

A diverses reprises, dans des élevages du Puceron du Pois réalisés à l'extérieur, nous avons eu des attaques de mycoses à Entomophthorales. Dans 25 p. 100 des cas, on a noté l'action d'*Entomophthora thaxteriana* Petch et dans trois quarts des cas, les aphides étaient atteints par *Entomophthora aphidis* Hoff. M. Nous nous sommes efforcé de préciser le rôle des mycoses dans l'évolution des populations de pucerons du Pois, en 1973, par examen des aphides récoltés au filet et conservés dans l'alcool.

Pour cela nous avons pris au hasard quinze grands et quinze petits aphides par date de relevé. Nous les avons dilacérés sur une lame et nous les avons colorés au moyen du bleu coton. L'examen de ces insectes permet de trouver au microscope, chez les individus mycosés, les hyphes mycéliens.

La figure 6 montre que les mycoses ont un effet très variable selon les parcelles. Dans la majorité des cas, on note cependant les maladies alors que le végétal est

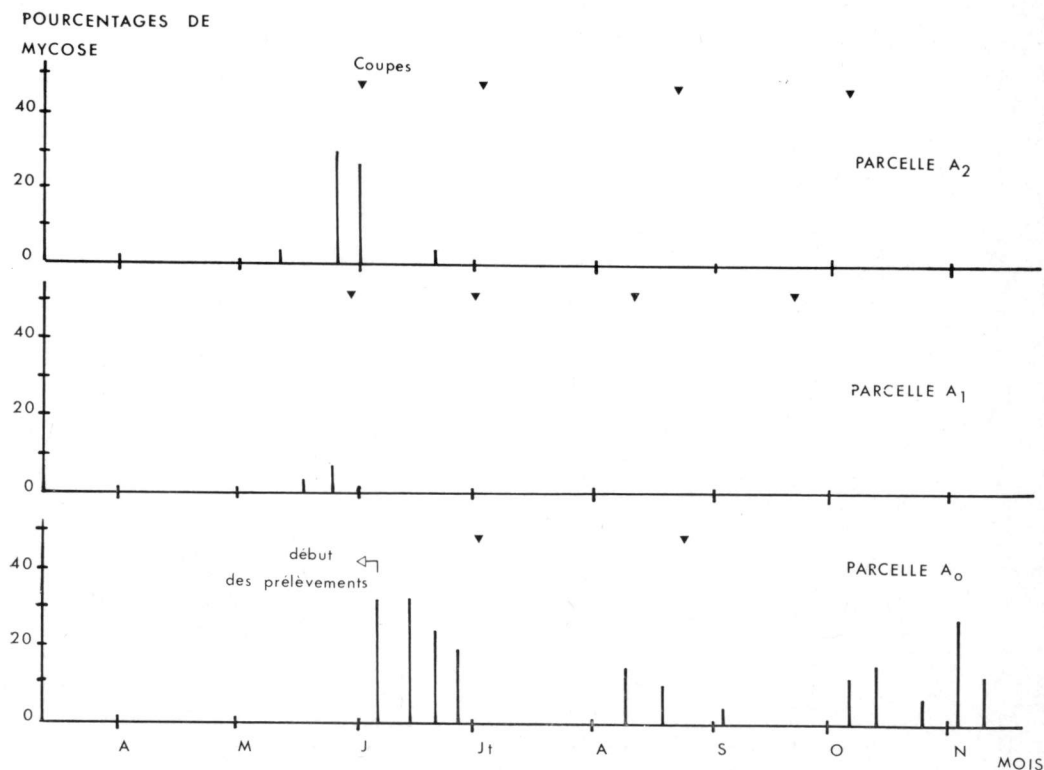


FIG. 6. — Pourcentages de pucerons du pois mycosés, en 1973, dans trois parcelles d'âge différent.

très bien poussé avant les coupes. Missonnier *et al.* (1970) ont montré, en analysant les épizooties de divers aphides *A. fabae* Scop. sur Féverole, *M. persicae* Sulz. sur Pêcher, *Capitophorus horni* Born sur Artichaut, que la sporulation des champignons et la contamination des aphides demande la persistance d'une humidité relative supérieure ou égale à 90 p. 100 pendant plus de 12 h et des températures maximales supérieures à 20 °C. D'après les relevés du poste météorologique de Lusignan en 1973, les conditions climatiques ont été favorables au déclenchement de l'épizootie durant toute l'année quant à l'humidité relative, exception faite des mois de mars et avril et d'une courte période fin juin-début juillet. En ce qui concerne la température, les périodes favorables à la mycose se situent de la deuxième décennie de mai à la dernière décennie de septembre. Les températures moyennes maximales selon les décades, ont varié en octobre et novembre de 14 à 17°, ce qui n'exclut pas des montées à 20°. D'ailleurs Voronina (1971) signale que la croissance et la sporulation d'*E. thaxteriana* s'effectue dans l'intervalle de température 9-24°, la température optimale se situant de 17 à 24 °C. Il est donc notable, dans la mesure où la coupe n'a pas trop perturbé l'humidité relative, que l'action des entomophthorales n'est pas limitée par des conditions climatiques à Lusignan. La faiblesse des populations du Puceron du Pois lors des deux coupes d'été défavorise en revanche la mycose, car il est nécessaire qu'existe une densité suffisante de l'hôte pour que l'infection des aphides puisse s'effectuer. A propos de l'âge des parcelles, mentionnons que l'infection s'installe très rapidement sur la jeune culture puisqu'en 1973, c'est en A 0 qu'on a obtenu le pourcentage le plus important d'individus mycosés dans le courant du mois de juin.

Discussion

Essai de détermination du rôle respectif des divers agents biotiques sur les variations de la population d'A. pisum

Il est illusoire de tirer des conclusions sur la hiérarchisation des facteurs biotiques agissant sur les populations d'*A. pisum* avec des résultats d'études n'ayant duré que 3 ans. Tout au plus prendrons-nous l'exemple d'une année en insistant sur le fait que l'ordre de classement que nous allons décrire n'est pas forcément renouvelé dans d'autres conditions climatiques. Nous choisirons le cas de l'année 1973 qui nous est apparue comme beaucoup plus « normale » du point de vue de l'exploitation des parcelles. On se reportera pour l'ensemble de cette discussion aux figures 4b, 5, 6, 7 et au tableau 9. En début d'année, nous distinguerons le cas de l'année de semis de celui des années suivantes en raison de la pousse progressive de la jeune plante.

En A 0, la première coupe est reportée au début juillet. Le niveau des populations d'*A. pisum* est sensiblement comparable à cette date à celui des autres parcelles, ce qui indique la rapidité d'installation de l'aphide sur la nouvelle culture. On notera cependant à ce moment l'effectif faible des prédateurs (fig. 7) où dominent les Coccinellidae (tabl. 9). Les mycoses à entomophthorales exercent courant juin un rôle régulateur important (fig. 6) ; le parasitisme est alors également efficace (fig. 5). Sur les deux premières pousses annuelles des années de culture A 1 et A 2, les facteurs biotiques agissant sur les populations du Puceron du Pois sont assez différents. Il y a d'une part un prédatisme d'espèces polyphages (araignées, staphylins) qui s'exerce sur les fondatrices adultes et les premières générations parthénogénétiques (fig. 7)

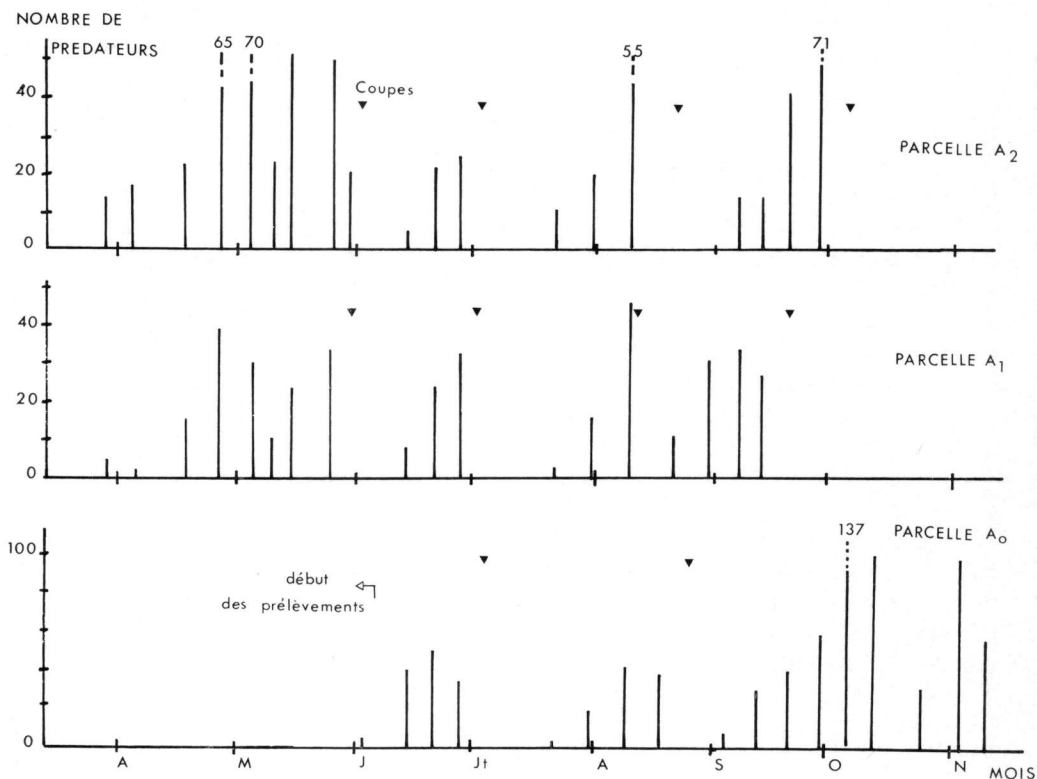


FIG. 7. — Effectifs totaux de prédateurs potentiels du puceron du pois, en 1973, dans trois parcelles d'âge différent.

(tabl. 9). Il y a d'autre part sur les deux premières pousses et notamment sur la deuxième, un parasitisme qui explique bien la stagnation des effectifs du Puceron du Pois (fig. 5). Les entomophthoroses concourent à produire, avec le parasitisme, les dents de scie de la courbe des populations du Puceron du Pois lors de la première pousse dans la parcelle de 2 ans. Ces mycoses sont probablement entravées par la suite par les modifications microclimatiques de la coupe et probablement par la raréfaction d'*A. pisum*.

Dans toutes les parcelles, les liaisons entre le Puceron du Pois et les agents biotiques sont très nettement arrêtées lors de la *troisième pousse* où les populations de l'aphide sont minimums. On retrouve des liens de dépendance lors de la dernière pousse. L'année 1973 est à ce titre intéressante car la parcelle semée au printemps n'a pas été coupée, tandis que celles d'âge A 1 et A 2 l'ont été. On mentionnera en A 0 que la courbe des effectifs de prédateurs présente une évolution similaire à celle du Puceron du Pois. Les araignées constituent d'ailleurs la majorité de ce groupe d'entomophages. Quant au parasitisme et aux maladies à entomophthorales, on notera leurs actions au cours des mois d'octobre et novembre qui expliquent assez bien la double chute des effectifs de l'aphide (fig. 4b). Dans les deux autres parcelles (A 1 et A 2), il y a en revanche un arrêt de la progression des populations du Puceron

TABLEAU 9

Répartition, en 1973, des principaux groupes de prédateurs d'*A. pisum*
dans des parcelles d'âge différent

Parcelles	Dates	Pourcentages de :					Araignées
		Nabidae	Anthoco- ridae	Coccinel- lidae	Chrysopidae + Hemero- biidae	Staphi- linidae	
A 0	5-6	—	—	100	—	0	0
	12-6	—	—	68	—	5	27
	19-6	—	—	69	—	2	29
	26-6	—	6	61	3	3	29
	8-8	13	2	27	—	51	7
	18-8	36	11	14	—	39	—
	11-9	28	—	3	—	—	69
	18-9	29	—	—	—	—	71
	27-9	25	2	5	—	—	68
	5-10	26	2	—	—	1	71
	11-10	21	1	2	—	—	74
	25-10	3	—	—	—	—	97
	2-11	4	1	—	—	—	93
A 1	4-5	—	—	33	—	48	19
	9-5	—	—	10	—	60	30
	14-5	—	—	28	—	48	24
	24-5	—	—	15	—	64	21
	12-6	—	—	14	—	14	72
	19-6	8	—	42	—	31	19
	26-6	34	—	53	—	—	13
	28-8	46	25	—	—	—	29
	4-9	56	18	8	—	—	18
	11-9	56	8	8	—	—	28
A 2	26-4	—	—	3	—	26	71
	4-5	4	1	13	—	22	60
	9-5	—	—	5	—	32	63
	14-5	—	—	27	—	14	53
	24-5	—	2	30	—	16	44
	29-5	6	—	69	—	13	12
	18-9	49	—	2	—	49	—
	27-9	25	—	—	—	72	3

Notes : seuls les relevés où ont été recueillis plus de cent aphides sont mentionnés ; les traits horizontaux séparent les diverses pousses d'une même parcelle ; les nombres encadrés soulignent les dominances.

du Pois par les coupes, alors que les prédateurs sont le seul groupe représenté parmi les agents biotiques.

D'après cet exemple, parasitisme et mycose s'avèrent des éléments régulateurs importants des populations d'*A. pisum*. Le prédatorisme ajoute son action, qui paraît secondaire, quoiqu'en début d'année on ne relève guère que ces entomophages dans le complexe des agents biotiques du Puceron du Pois.

Conclusions

Nous ferons tout d'abord quelques remarques au sujet des méthodes de prélèvement utilisées. Bien qu'il nous ait fallu critiquer l'emploi du filet-fauchoir, en particulier dans l'étude de la répartition des prédateurs, il n'est pas certain qu'une technique de prélèvement plus élaborée, échantillonnant le niveau du sol, nous aurait apporté de meilleurs résultats. Il aurait été nécessaire de la compléter par une étude du rythme nycthéral des espèces rencontrées.

Quant aux facteurs qui déterminent les fluctuations des populations du Puceron du Pois dans les luzernières, les divers travaux écologiques qui portent sur la dynamique saisonnière d'*A. pisum* ont toujours insisté sur les variations notables des effectifs de cet aphide. Ils se sont efforcés cependant de faire ressortir quelques éléments dominants de régulation des populations d'*A. pisum*. Ce sont les facteurs climatiques pour Dunn et Wright (1955), les facteurs climatiques et le parasitisme pour Kralovic (1970) et Stary (1974), les facteurs climatiques et la condition de la plante pour Cooke (1963). On pourra être surpris de ne pas voir figurer dans cette liste, d'éléments de régulation intraspécifique. Ces derniers sont en effet mentionnés par Hugues (1963) dans l'étude de la dynamique du Puceron cendré du Chou *Brevicoryne brassicae* L. et par Way et Camel (1971) chez le Puceron noir de la Fève *Aphis fabae*. Cependant, ces deux aphides présentent des modes de vie les prédisposant à subir les conséquences de l'effet de groupe. Ce sont le caractère grégaire de *B. brassicae* et l'exploitation des sources alimentaires éphémères pour *A. fabae*. Le Puceron du Pois, tout au moins dans notre étude, s'alimente sur une plante pérenne sur laquelle il a une tendance marquée à se disperser. Il n'est donc pas étonnant de constater que la proportion d'ailés, principale manifestation des phénomènes de régulation intraspécifique soit toujours faible dans nos relevés. Ceci n'empêche pas d'ailleurs, qu'en conditions expérimentales, les populations d'*A. pisum* se soient révélées sensibles à l'accroissement de densité (Murdie, 1969 ; Bonnemaïson, 1972). Tout en reconnaissant la complexité de l'action des agents climatiques qui agissent aux divers niveaux trophiques, nous avons pour notre part essentiellement insisté sur le rôle du végétal dans une publication antérieure et sur celui des ennemis naturels dans celle-ci. Les travaux d'aphidologie relatifs aux espèces vivant sur les plantes pérennes mentionnent que ce sont généralement ces deux catégories de facteurs qui sont les plus influents.

Dans notre étude sur les facteurs biotiques, bien que nous nous soyons surtout attaché à la répartition des ennemis d'*A. pisum*, nous avons émis des réserves sur l'efficacité des prédateurs aphidiphages. Les prédateurs polyphages ont pour leur part l'intérêt d'être présents en début d'année, alors que s'accroissent les effectifs du Puceron du Pois et lors du maximum automnal des populations de l'aphide. Le parasitisme dû à *Aphidius ervi* est l'agent de régulation le plus important au moins lors des deux premières pousses. Les mycoses sont notablement perturbées pour leur part par les modifications du couvert végétal. Cependant, dans tous les cas d'utilisation de ces agents régulateurs, il convient de considérer, en production fourragère, le rôle des coupes. Celles-ci, en stoppant l'accroissement de l'aphide, rompent les relations de densité du puceron et de ses ennemis naturels. La coupe est de toute évidence un bouleversement qui rend plus complexe l'étude de la dynamique des populations d'un aphide holocyclique et monoécique.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Remerciements

La part importante prise par M. Cantot, collaborateur technique de cette note, dans la détermination des prédateurs, mérite des remerciements particuliers. Nous exprimons notre gratitude aux divers spécialistes qui ont eu l'amabilité de réaliser ou de confirmer des déterminations : Mlle M. F. Michel, MM. Remaudière et Latgé (Entomophthorales), M. Barbotin (*Charipinae*), M. Cornic (Araignées), M. Duverger (Coccinelles), M. Lyon (Syrphes). Les observations qu'ils nous ont faites nous ont été très profitables.

Summary

Study of seasonal dynamics of a population of Acyrthosiphon pisum Harris in lucerne fields. Role of natural enemies

In lucerne fields of different ages, seasonal dynamic of populations of the Pea Aphid (*Acyrthosiphon pisum* Harris) have been studied, by means of sweep-net and water-traps. This species is holocyclic in the Centre-West of France (Department of Vienne). Hatching of winter eggs is very early (February). There are two maximums of populations. The first one before the first cutting of lucerne and the other one during the autumn. Pea aphids are rare in summer. The list of the potential predators is presented. By decreasing order of abundance, they are : Spiders, Nabidae, Coccinellidae, Staphylinidae, Anthomicoridae, Hemerobiidae and Chrysopidae, Carabidae. Aphidophagous species are not adapted to the important variations of the number of the pea aphid. *Aphidius ervi* is the main parasite of *A. pisum*, and is especially active during the first two growth of lucerne. When the vegetal covers enough the ground, about one third of the aphids are infected by entomophthorosis at the end of the spring. The complexity of the actions of cutting is discussed.

Références bibliographiques

- BANKOWSKA R., KIERYCH E., MIKOLAJCZYK W., PALMOWSKA J., TROJAN P., 1975. Aphid-aphidophage community in alfalfa culture (*Medicago sativa* L.) in Poland. Part I : structure and phenology of the community. *Ann. Zool. Warsz.*, **32**, 299-345.
- BONNEMAISON L., 1972. Etude du « facteur-fondatrice » chez *Dysaphis plantaginea* Pass. et *Acyrthosiphon pisum* Harris (Homoptère Aphididae). *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **8**, 607-627.
- BOSCH R. (van den), LAGACE C. F., 1967. The interrelationship of the aphid *Acyrthosiphon pisum* and its parasite *Aphidius smithi* in a stable environment. *Ecology*, **48**, 993-1000.
- BOSCH R. (van den), SCHLINGER E. I., LAGACE C. F., HALL J. C., 1966. Parasitization of *Acyrthosiphon pisum* Harris by *Aphidius smithi* Sharma et Subba Rao, a dependant process in nature. (Homoptère Aphididae, Hymenoptera : Aphidiidae). *Ecology*, **47**, 1049-1055.
- BOURNOVILLE R., 1973. Observations écologiques sur l'hivernation du Puceron du Pois *Acyrthosiphon pisum* Harris et de ses parasites dans la région de Versailles. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5**, 13-28.
- BOURNOVILLE R., 1977. Etude de quelques relations entre le végétal (espèce, variété, stade phénologique) et le Puceron du Pois *Acyrthosiphon pisum* Harris. (Homoptera Aphididae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9**, 87-98.
- BRUNEL E., LANGOUET L., 1970. Influence de caractéristiques optiques du milieu sur les adultes de *Psila rosae* Fab. (Diptères Psilidés). Attractivité de surfaces colorées, rythme journalier d'activité. *C. R. Soc. Biol.*, **164**, 1638-1644.
- BRUNEL E., RABASSE J. M., 1975. Influence de la forme et de la dimension des pièges à eau colorés en jaune sur les captures d'insectes dans une culture de carotte. Cas particulier des Diptères. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7**, 345-364.
- CHAUVIN R., 1960. La faune du champ cultivé et surtout celle du champ de luzerne. Revue des travaux récents. *Rev. Zool. agr. et appl.*, **1-3**, 14-37.
- CHAUVIN R., 1965. Progrès récents de l'écologie des insectes spécialement dans ses rapports avec l'éthologie. *Année biol.*, **4**, 585-626.
- COCKBAIN A. J., GIBBS A. J., 1973. Host range and overwintering sources of bean leaf roll and pea enation mosaic viruses in England. *Ann. appl. Biol.*, **73**, 177-187.
- COOKE W. C., 1963. Ecology of the pea aphid in the Blue Mountain area of eastern Washington and Oregon. *Tech. Bull. U. S. Dept. Agr.*, 1287, 48 p.

- DESEO K. V., 1959. Über die Schichtgebundenheit der Insekten. *Acta Zool. Hung.*, **5**, 317-329.
- DUNN J. A., WRIGHT D. W., 1955. Population studies of the pea aphid in East Anglia. *Bull. Entomol. Res.*, **46**, 369-387.
- EMDEN H. F. (van), 1972. Aphid technology. Academic Press, London and New York, 1 vol., 344 p.
- FAUVEL G., 1974. Sur l'alimentation pollinique d'un Anthocoride prédateur *Orius vicinus* (Hémipère). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6**, 245-248.
- FORSYTHE H. Y., GYRISCO G. G., 1963. The spatial pattern of the pea aphid in alfalfa fields. *J. Econ. Entomol.*, **56**, 104-107.
- FRAVAL A., 1969. La jaunisse apicale du Pois : connaissances actuelles sur l'écologie de cette maladie transmise par les aphides. *Ann. Zool. ecol. anim.*, **1**, 357-369.
- HAGEN K. S., van den BOSCH R., 1968. Impact of pathogens parasites and predators on aphids. *Ann. Rev. entomol.*, **13**, 325-384.
- HODEK I., 1973. Biology of Coccinellidae. *Dr. Junk Publ.* The Hague, 1 vol. 260 p.
- HOWELL J. O., PIENKOWSKI M. L., 1971. Spider populations in alfalfa, with notes on spider prey and effect of harvest. *J. econ. Entomol.*, **64**, 163-168.
- HOZAK A., 1970. The pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris and its parasites on alfalfa in Czechoslovakia. *Acta Univ. Carolinae, Ser. Biol.*, Prague, 371-415.
- HUGUES R. D., 1963. Population dynamics of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* L. *J. anim. ecol.*, **32**, 393-424.
- JASIENSKA-OBREBSKA E., 1964. The occurrence of aphids on lucerne according to the author's own observations (en polonais, avec un résumé anglais). *Biul. Inst. Ochr. Rosl.*, **26**, 35-48.
- KRALOVIC J., 1970. Studium der saisondynamik der Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* Harris unter den Bedingungen der Südwestslovaeki (en tchèque, résumé allemand). *Biol. prace SAV*, **16** (2), 74 p.
- LAMOTTE M., GILLON Y., GILLON D., RICOU G., 1969. L'échantillonnage quantitatif des peuplements d'invertébrés en milieux herbacés in Lamotte, Bourlière, Problème d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Masson et Cie, 7-54.
- LYON J. P., 1965. Influence de quelques facteurs sur l'expression du potentiel de multiplication des *Syrphidae* aphidiphages. *Ann. Epiphyties*, **16** (4), 397-398.
- MACKAUER M., FINLAYSON T., 1967. The Hymenopterous parasites (Hymenoptera : Aphididae and Aphelinidae) of the pea aphid in Eastern North America. *Canad. entomol.*, **99**, 1051-1082.
- MARKKULA M., 1963. Studies on the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera Aphididae) with special references to the difference in the green and red forms. *Ann. Agric. Fenn.*, ser. *Anim. nocentia*, **2**, 1-30.
- MISSONNIER J., ROBERT Y., THOIZON G., 1970. Circonstances épidémiologiques semblant favoriser le développement des mycoses à entomophthorales chez trois aphides *Aphis fabae* Scop., *Capitophorus horni* Börner et *Myzus persicae* Sulz. *Entomophaga*, **15**, 169-190.
- MOERICKE V., 1955. Über die Lebensgewohnheiten der geflügelten Blattlaus Aphidina unter besonderer Berücksichtigung des Verhaltens beim Landen. *Z. angew. Entomol.*, **37**, 29-91.
- MURDIE G., 1969. Some causes of size variation in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Trans. R. Entomol. Soc., Lond.*, **121**, 423-442.
- NEUENSCHWANDER P., HAGEN K. S., SMITH R. F., 1975. Predation on aphids in California's alfalfa fields. *Hilgardia*, **43**, 53-77.
- NIELSON M. W., 1957. Sampling technique studies on the spotted alfalfa aphid. *J. econ. Entomol.*, **50**, 385-389.
- OBRTEL R., 1968. Carabidae and Staphylinidae on soil surface in lucerne fields. *Acta Entomol. bohemoslov.*, **65**, 5-20.
- PRUSZYNSKI S., LIPA J., 1971. The occurrence of predatory Coccinellidae on alfalfa crops. *Ekologia polska*, **19**, 365-386.
- RABASSE J. M., BRUNEL E., DELECOLLE R., ROUZE-JOUAN J., 1976. Influence de la dimension de pièges à eau colorés en jaune sur les captures d'aphides dans une culture de carotte. *Ann. zool. ecol. anim.*, **8**, 39-52.
- ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZE-JOUAN J., 1974. Sur l'utilisation des pièges jaunes pour la capture de pucerons en culture de Pomme de terre. *Ann. Zool. ecol. anim.*, **6**, 349-372.
- ROTH M., 1971. Contribution à l'étude éthologique du peuplement d'insectes d'un milieu herbacé. Mémoire ORSTOM, 53, 118 p., ORSTOM, Paris.
- SAUGSTAD E. S. et al., 1967. Factors influencing sweep-net sampling of alfalfa. *J. econ. Entomol.*, **60**, 421-425.
- SMITH R. F., HAGEN K. S., 1966. Natural regulation of alfalfa aphids in California (in HODEK I, ed.). Ecology of aphidophagous insects. *Dr. Junk Publ.* The Hague, 297-315.
- STARY P., 1962. Hymenopterous parasites of the pea aphid *Acyrtosiphon onobrychis* Boyer in Czechoslovakia. *Folia Zool. Brno*, **11**, 265-278.
- STARY P., 1968. Impact of an indigenous parasite *Aphidius ervi* Hal. on pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris populations on alfalfa in Czechoslovakia. *Boll. Lab. Entomol. agrar. « Filippo Silvestri »*, **26**, 293-313.

- STARY P., 1974. Population dynamics, parasitization, control and prognosis of the pea aphid *Acyrthosiphon pisum* Harris in Czechoslovakia. *Rospr. CSAV*, **84**, 123 p.
- STRAWINSKI K., 1964. Zoophagism of terrestrial Hemiptera-Heteroptera occurring in Poland. *Ekol. Pol.*, A, **12**, 429-452.
- TAYLOR L. R., PALMER J. M. P., 1972. Aerial ampling (in Van Emden H. F.) Aphid technology, *Acad. Press.*, 189-234.
- VORONINA E. G., 1971. Entomophthoris epizootics of the pea aphid *Acyrthosiphon pisum* Harris (Homoptera Aphidoidea). *Entomol. Rev.*, **50**, 4, 444-453.
- WAY M. J., CAMMEL M. E., 1971. Self regulation in aphid populations (in den Boer P. J.) *Gradwell* G. R., ed. Dynamics of populations, Pudoc, Wageningen 232-242.
- WEGOREK W., HEJNA E., 1968. Investigations upon the presence and biological differentiation of the green and the red pea aphids *A. pisum* Harris. *Pr. Nauk. Inst. Ochr. Rostl.*, **10**, 61-75.
- WEGOREK W., RUSKIEWICZ M., 1968. Investigations upon the aphids fauna of legume forage plants. *Pr. Nauk. Inst. Ochr. Rostl.*, **10**, 7-27.
-

Variations de la sensibilité au parathion selon l'heure chez *Acromyrmex octospinosus* Reich (Formicidae, Attini)

A. KERMARREC et A. ABUD-AUTUN *

avec la collaboration technique de H. MAULEON

Station de Zoologie et de Lutte Biologique,
Centre de Recherches Agronomiques des Antilles et de la Guyane, I.N.R.A., 97170 Petit Bourg (Guadeloupe)
* U.A.S.D. Entomologie, Saint-Domingue

Résumé

La toxicité de très faibles doses de parathion varie selon l'heure chez les petites ouvrières de *A. octospinosus*. La méthodologie de l'essai est discutée. La chronotoxicologie pourrait servir à approfondir la connaissance des rythmes métaboliques internes des ouvrières Attines.

Depuis une trentaine d'années, les recherches sur les rythmes biologiques se sont multipliées et diversifiées. Les biologistes en particulier se sont efforcés de réduire la part de subjectivité dans les observations et ont réintroduit la notion de *temps* dans leurs travaux.

Dans le cadre d'études sur la biologie de *Acromyrmex octospinosus*, Attine d'importation récente en Guadeloupe, nous avons remarqué deux rythmes portant sur le travail d'approvisionnement. Le premier correspond à la dominance nocturne du travail de récolte de ces défoliatrices déjà décrit par Cherrett (1968); le second, plus original, concerne la quantité affourragée qui semble suivre, au laboratoire, une modulation quasi sinusoïdale (non publié).

Il est bien connu que le rythme des facteurs physiques liés à la rotation du globe influence divers processus vitaux chez les insectes (Brady, 1974). Les animaux accusent, en particulier, face à certaines agressions physiologiques un temps de moindre résistance au cours du nyctémère. Il apparaît en effet, un minimum et un maximum de résistance à ces pressions au cours des 24 h (Shipp et Otton, 1976). Afin de rechercher chez *Acromyrmex* l'existence d'une telle rythmicité circadienne, résultante probable des rapports de phases entre plusieurs rythmes physiologiques indéfinis, nous l'avons mis en contact avec un insecticide convenablement dosé.

I. — Matériel et méthodes

Les fourmis à traiter proviennent toutes du même nid expérimental placé en LD 12-12 (éclairage naturel) et pour lequel la dominante nocturne de l'activité est une

donnée stable de longue date. Dans le but d'atténuer d'hypothétiques variabilités biologiques liées à un échantillon non homogène nous ne prélevons que des ouvrières tannées de la plus petite taille. Cette classe correspond à la dernière catégorie pondérale du tableau 1.

TABLEAU 1

Classes de poids (en mg) des ouvrières d'Acromyrmex octospinosus en nid expérimental définissant la « petite ouvrière » utilisée dans ce travail

Type d'ouvrière	Grandes ouvrières	Ouvrières moyennes	Petites ouvrières
Poids (mg)	14,2 $\pm$ 3,2	5,8 $\pm$ 1,2	1,4 $\pm$ 0,4

Les fourmis de cette classe de taille ont une activité essentiellement liée à l'entretien du jardin fongique. Leur prélèvement se fait au fur et à mesure des besoins.

Pendant leur intoxication expérimentale, les animaux sont maintenus en lumière fluorescente blanche.

Le poison à utiliser a été recherché dans la gamme des pesticides commerciaux. Un essai préliminaire a permis de comparer l'action létale de formulations couvrant les principales familles de molécules insecticides et nématicides. Les quinze produits essayés par contact (baignade rapide) à 10 ppm sur un lot de dix individus sont : Aldicarbe, Actidrine, Chlorphénamidine, Diazinon, Dichloropropane, Dichlorvos, Dimethoate, Ethoprophos, Lindane, Malathion, Metam-sodium, Methidathion, Parathion, Phenamiphos. Seuls les Malathion et Parathion entraînent 100 p. 100 de mortalité en 24 h suivis par l'Ethoprophos (20 p. 100), autre organophosphoré. Les autres produits n'ont pas eu d'effet significatif avant le 3^e jour à cette dose (10 ppm).

Le produit toxique retenu est le parathion, sous forme d'une préparation à 10 p. 100 de matière active (Typhon (R)). Dans une première étape, une large gamme de concentrations est essayée afin de définir les limites optimales de la gamme finale. La fourmi, prisonnière d'une pince souple, subit un contact total, unique et le plus bref possible avec la liqueur, puis est déposée sur un buvard qui la libère de l'excès de liquide. Elle rejoint alors les autres dans une boîte de Pétri en attente du relevé des mortalités.

La gamme de concentrations retenue est celle qui donne une mortalité de 10 à 90 p. 100 au bout de 2 h. Ceci permet d'éviter dans toute la mesure du possible la perte de puissance liée aux valeurs extrêmes dans les régressions doses-mortalités. Les doses finales sont : 4, 6, 8, 10, 12, 14.10⁻² ppm.

Chacun de ces six traitements reçoit toutes les 3 h vingt individus fraîchement prélevés. Cette méthode est proche de celles utilisées par Ball et Weekman (1962) et Ball (1969). L'analyse mathématique des résultats est faite sur mini-ordinateur Compu-corp (R) programmé en probits pondérés pour l'évaluation des DL 50. Un Chi 2 de linéarité de la régression ainsi que les limites supérieures et inférieures d'évaluation des DL 50 sont également recherchés. Ces limites ne sont pas des bornes de confiance mais un encadrement du résultat découlant de la méthode de calcul.

II. — Résultats

A. — Analyse de la réponse létale sur une large gamme de très faibles concentrations

Le tableau 2 présente pour dix ouvrières et sur douze concentrations l'évolution des mortalités dans le temps. Nous observons qu'aux doses utilisées l'apparition des premières intoxications suit une régression hyperbolique dont le coefficient est significatif à 0,001.

$$(\text{Dose minimale})^{-1} = -0,028 + 0,004 \text{ Temps } (r = 0,979) .$$

TABLEAU 2

Mise au point de la méthodologie :
évolution de la mortalité en fonction du temps d'observation faisant suite au traitement.
L'effectif des lots est de dix individus

Temps (mn)	Doses de Parathion (10^{-2} ppm)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
15'	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30'	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1
45'	0	0	0	0	0	2	2	3	6	5	5	4
60'	0	0	0	2	1	3	2	4	8	7	8	7
75'	0	0	2	3	1	4	3	4	9	8	8	8
90'	0	0	2	3	1	5	6	8	9	8	9	9
105'	0	3	2	4	2	5	7	8	9	9	10	9
120'	0	3	3	4	2	7	7	8	10	10	10	9

Ce phénomène nous permet de délimiter le temps d'attente et la gamme de doses à retenir pour les évaluations des DL 50 selon l'heure.

En effet, le tableau 3 montre que si l'observation des mortalités est faite trop rapidement, la stabilisation du phénomène n'est pas atteinte et il s'ensuit une erreur pouvant approcher 200 p. 100.

Un calcul de DL 50 est fait pour chaque ligne du tableau 2 à compter de 3/4 d'heure d'observation jusqu'à 2 h après le traitement.

B. — Distribution temporelle des DL 50

A partir de ces résultats, nous avons fixé la gamme de concentration 4, 6, 8, 10, 12 et 14.10^{-2} ppm et le temps consenti pour l'expression aléatoire de la toxicité à 2 h. Le tableau 4 présente les résultats expérimentaux traités et la figure 1 montre l'évolution

TABLEAU 3

*Evaluation des DL 50 sur les lignes du tableau 2 :
selon la durée de l'intoxication ou temps de réponse consenti.
Les seuils de signification des coefficients de régression sont joints*

Temps de réponse consenti (minutes)	45	60	75	90	105	120
DL 50 (10^{-2} ppm)	11,164	8,012	6,828	5,823	4,734	4,581
p. 100 seuil de confiance sur « r »	10	1	1	2	0,1	1

TABLEAU 4

*Principales données des régressions en probits pondérés (Bliss, 1935b)
ayant permis le calcul des DL 50 selon l'heure (six doses, vingt individus par dose)*

Heures	0	3	6	9	12	15	18	21
Pente (b)	2,099	3,485	3,445	4,045	3,964	3,481	3,601	3,683
s (b)	0,747	0,762	0,706	0,842	0,791	0,751	0,736	0,783
p. 100 variabilité s (b)/b	35,6	21,9	20,5	20,8	20,0	21,6	20,4	21,3
Ordonnée à l'ori- gine	2,400	1,474	2,173	0,805	1,071	1,539	1,595	1,256
DL 50 (10^{-2} ppm) .	17,312	10,266	6,612	10,884	9,790	9,858	8,817	10,379
X ² (4 ddl) de linéa- rité	2,416	4,345	13,638	5,134	4,972	5,334	4,431	5,801

du DL 50 pour les petites ouvrières. Le caractère périodique de la sensibilité au para-
thion apparaît nettement.

III. — Discussion

La structure temporelle des organismes n'est devenue que depuis peu une notion
importante dans l'appréciation des résultats expérimentaux.

La recherche de la variation de la sensibilité d'un animal à un produit toxique au
cours de la période de 24 h peut revêtir une grande importance dans la corrélation des
mortalités aux doses : les DL 50 ne seraient, dans le cas d'une variabilité significative,
comparables qu'à une même heure. L'intérêt physiologique et physiopathologique est
dès lors considérable.

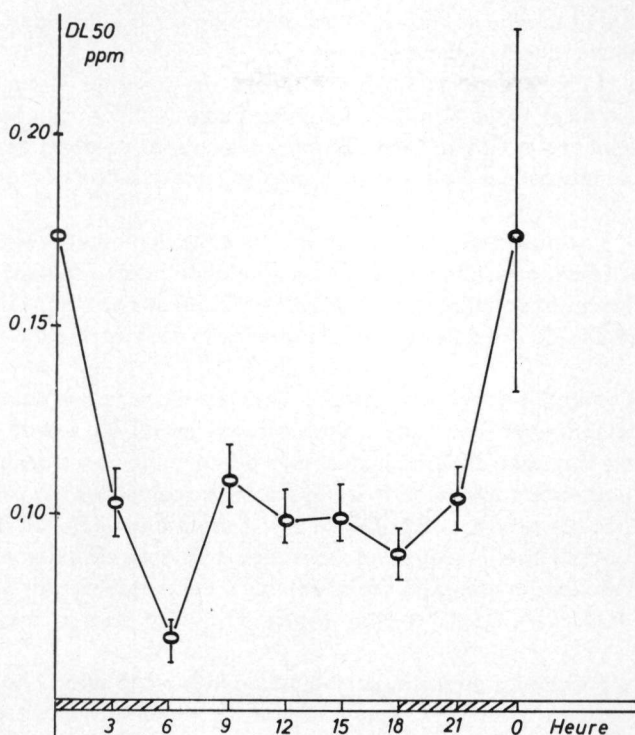


FIG. 1. — Variations circadiennes de la DL 50 au parathion chez la petite ouvrière de *A. octospinosus*.

Ainsi, des rythmes circadiens de sensibilité furent mis en évidence par divers auteurs chez des insectes et des acariens.

Auteurs	Toxique utilisé	Animal expérimenté
Beck (1963)	Cyanure de potassium	<i>Blattella germanica</i>
Cole et Adkisson (1964)	Parathion	<i>Anthonomus grandis</i>
Polick et al. (1964)	Dichlorvos	<i>Tetranychus urticae</i>
Fernandez et Randolph (1967)	Trichlorfon	<i>Musca domestica</i>
Fischer (1967)	Dicofol	<i>Tetranychus urticae</i>
Beck (1968)	Dichlorvos et Dimetilan	<i>Blattella germanica</i>
Frudden et Wellso (1968)	Parathion	<i>Musca domestica</i>
Ball (1969)	Diazinon	<i>Diabrotica virgifera</i>
Rondacaro et Butz (1970)	Parathion	<i>Tenebrio molitor</i>
Sullivan et al. (1970)	Pyrèthre	<i>Musca, Blattella</i>
Reinhart et Esther (1971)	Organo phosphate	<i>Musca domestica</i>
Shipp et Otton (1976)	Malathion, Parathion, Diel-drine	<i>Musca domestica</i>

Il y avait peu de preuve pour soutenir une réelle rythmicité circadienne à contrôle endogène jusqu'aux travaux plus fins de Shipp et Otton (1976). Ces auteurs ont pu

montrer en variant la souche de *Musca*, le produit toxique, la date d'application et les conditions lumineuses que le rythme est endogène.

L'équipe de Halberg a pu mettre en évidence des rythmes circadiens dans la résistance au bruit, aux rayons X, aux endotoxines bactériennes et aux hormones chez des vertébrés (Reinberg et Ghata, 1964). En plus des notions de dose, de qualité et de lieu d'application l'efficacité d'un agent nocif est aussi une question de moment d'administration.

Inversement, une méthode fondée sur la chronotoxicologie peut être un outil pour l'étude précise de la résultante de rythmes métaboliques circadiens. L'utilisation des probits auxiliaires et pondérés de Bliss (1935a, 1935b) atténue, dans le calcul direct de la variance du DL 50, l'effet des petits échantillons et de la variabilité du coefficient de régression.

Les résultats obtenus par cette expérience montrent d'abord que pour chaque type d'animaux la méthodologie demande à être mise au point. La valeur de la DL 50, relativement stable et proche de 0,1 ppm durant la plus grande partie de la photophase, semble accuser une nette augmentation au cours de la scotophase avec un maximum vers minuit dans ce cas précis. La résistance de l'animal augmenterait avec l'activité nocturne. Ceci pourrait être lié à une métabolisation accélérée et subléthale du toxique à ces heures. Un maximum de sensibilité semblable à celui observé par Shipp et Otton (1976) à l'aube ($DL\ 50 = 6,6 \cdot 10^{-2}$ ppm contre $17,3 \cdot 10^{-2}$ ppm à minuit) pourrait être le reflet d'un phénomène transitoire d'origine métabolique.

Ces données préliminaires sur la variabilité de la toxicité selon l'horloge chez la petite ouvrière auraient pour complément logique la répétition de cet essai sur plusieurs nycthémères en cycle LD ou en conditions constantes (LL ou DD) et sur d'autres classes de taille de l'attine. L'utilisation d'autres toxiques à actions plus spécifiques sur une séquence précise d'une chaîne métabolique pourrait être tentée.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Remerciements

Les programmes d'analyse statistique ont été élaborés pour l'ordinateur par Jean-Marie Cornuet.

Summary

Parathion sensitivity variations according to hour in Acromyrmex octospinosus Reich (Formicidae, Attini).

The toxicity of ultra low dosis of parathion insecticide is not the same all around the clock for the smallest workers of *A. octospinosus*. Methodology of this research is exposed and discussed. The chronotoxicological tool could be very useful in researches on the internal rhythms of Attine workers.

Références bibliographiques

- BALL H. J., 1969. Diurnal rhythm of sensitivity to Diazinon in adult Western corn rootworms. *J. econ. Entomol.*, **62** (5), 1097-1098.
BALL H. T., WEEKMAN G. T., 1962. Insecticide resistance in the adult western corn rootworm in Nebraska. *J. econ. Entomol.*, **55** (4), 439-441.

- BECK S. D., 1963. Physiology and ecology of photoperiodism. *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, **9**, 8-16.
- BECK S. D., 1968. Insect photoperiodism. *Acad. Press N. Y.*, 287 p.
- BLISS C. I., 1935a. The calculation of the dosage-mortality curve. *Ann. Appl. Biol.*, **22**, 134-167.
- BLISS C. I., 1935b. The comparison of dosage mortality data. *Ann. Applied. Biol.*, **22**, 307-333.
- BRADY J., 1974. The physiology of insect circadian rhythms. *Adv. Insect. Physiol.*, **10**, 1-115.
- CHERRETT J.M., 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). 1. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *J. anim. Ecol.*, **37**, 387-403.
- COLE C. L., ADKISSON P.L., 1964. Daily rhythm in the susceptibility of an insect to toxic agent. *Science, N. Y.*, **144**, 1148-1149.
- FERNANDEZ A. T., RANDOLPH N. M., 1967. Photoperiodic effect on the daily susceptibility of the houseflies to trichlorfon. *J. econ. Entomol.*, **60**, 1633-1636.
- FISHER R. A., YATES F., 1963. Statistical tables for biological, agricultural and medical research, *Oliver and Boyd (Ed.)*, London, 6^e édition.
- FISHER R. W., 1967. Diel periodicity in sensitivity of *Tetranychus urticae* (Acarina : Tetranychidae) to dicofol. *Can. Entomol.*, **99**, 281-284.
- FONDACARO J. D., BUTZ A., 1970. Circadian rhythm of locomotor activity and susceptibility to methyl parathion of adult *Tenebrio molitor* (Coleoptera : Tenebrionidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **63**, 952-955.
- FRUDDEN L., WELLSO S. G., 1968. Daily susceptibility of houseflies to malathion. *J. Econ. Entomol.*, **61**, 1602-1694.
- POLICK B., NOWOSIELSKI J. W., NAEGELE J. A., 1964. Daily sensitivity rhythm of the two spotted spider mite, *Tetranychus urticae*, to DDVP. *Science N. Y.*, **145**, 405-406.
- REINBERG A., GHATA J., 1974. Les rythmes biologiques. *Coll. Que sais-je*, n° 734, Presse Univ. France.
- SULLIVAN W. N., CAWLEY B., HAYES D. K., ROSENTHAL J., HALBERG F., 1970. Circadian rhythm in susceptibility of houseflies and Madeira cockroaches to pyrethrum. *J. econ. Entomol.*, **63**, 159-163.
- SHIPP E., OTTON J., 1976. Circadian rhythms of sensitivity to insecticides in *Musca domestica* (Diptera, Muscidae). *Entomol. exp. appl.*, **19**, 163-176.

**Etude, pendant la période automnale, du rythme de sortie
hors des fruits des larves du dernier âge
de la Mouche de l'Olive *Dacus oleae* (Gmel.)
(Diptera, Trypetidae)**

Y. LAUDÉHO, C. LIAROPOULOS et M. CANARD

« Recherches sur la lutte contre les ravageurs et maladies de l'Olivier en Grèce continentale,
Crète et Corfou » (Projet UNDP/FAO),
B.P. 6, Kifissia, Athènes, Grèce

Résumé

La sortie hors des fruits des larves du troisième stade de *D. oleae* pendant l'automne est étudiée dans des conditions climatiques naturelles. Elle a lieu principalement le matin, se prolonge quelques heures puis cesse presque totalement de la mi-journée jusqu'au lendemain matin.

Lorsque la température ambiante a été relativement élevée, la pupaison s'est effectuée le plus souvent pendant la même journée après un délai d'environ 10 h ; lorsque la température est devenue plus froide, la chute des larves s'est ralentie progressivement sans toutefois s'arrêter, bien que les minimums thermiques quotidiens soient descendus entre 1 et 3 °C. La pupaison des larves migrantes est alors retardée d'une durée pouvant aller jusqu'à 4 j.

Les olives qui bénéficient, en raison de leur exposition, d'un ensoleillement même modéré constituent un habitat dans lequel on note des températures telles qu'il y a une possibilité de poursuite du développement larvaire ou même de multiplication de *D. oleae* pendant la période étudiée.

La Mouche de l'olive *Dacus oleae* (Gmel.), après avoir effectué pendant l'été plusieurs générations dont les larves et les pupes vivent intégralement à l'intérieur des olives, passe par une phase souterraine pendant les saisons automnale et hivernale : on sait depuis fort longtemps qu'à partir du début de l'automne les larves de troisième stade qui ont terminé leur croissance, quittent les fruits et vont pupifier dans le sol (Martelli, 1908 ; Martin, 1948 ; Tzanakakis, 1964 ; etc.) ; elles y survivent alors un temps plus ou moins long selon les conditions climatiques ou microclimatiques (Melis, 1953 ; Liaropoulos *et al.*, à paraître). Cette phase hypogée est essentielle pour la survie de l'espèce : en effet, du fait qu'il se trouve totalement libéré de son hôte végétal et qu'il a changé de milieu, l'animal est confronté à des facteurs limitants biotiques et abiotiques d'un type très différent de ceux qui peuvent jusque-là influencer sur les générations estivales dont les formes préimaginales ne quittent pas le fruit (Bateman, 1972 ; 1976).

L'étude des conditions de sortie des larves ainsi que celle de leur distribution et de leur survie dans le sol nous ont paru particulièrement importantes, tant sur le plan de la connaissance de la biologie de *D. oleae* que sur celui de la recherche de nouvelles méthodes de limitation des populations de ce ravageur. La présente note a trait à la sortie des larves, essentiellement envisagée dans ses aspects quotidiens tels qu'ils ont pu être analysés dans les conditions d'une oliveraie de Grèce continentale au cours de l'automne 1976.

Conditions de travail et méthode

L'étude a été faite entre le 15 novembre et le 6 décembre 1976, en deux séries d'observations : les unes ont eu lieu en plein champ et les autres à proximité immédiate du laboratoire dans des conditions climatiques aussi proches que possible des conditions extérieures. Les olives étudiées proviennent d'un verger situé à Kryoneri (Attique) dont l'altitude est d'environ 480 m. Les arbres appartiennent à une variété du groupe « Megaritikiki » ; ils ont un développement végétatif moyen et ne sont pas traités par voie chimique contre les insectes. Ils portent une récolte estimée à dix mille fruits par arbre. En 1976, la cueillette des fruits a commencé dans cette parcelle le 17 novembre.

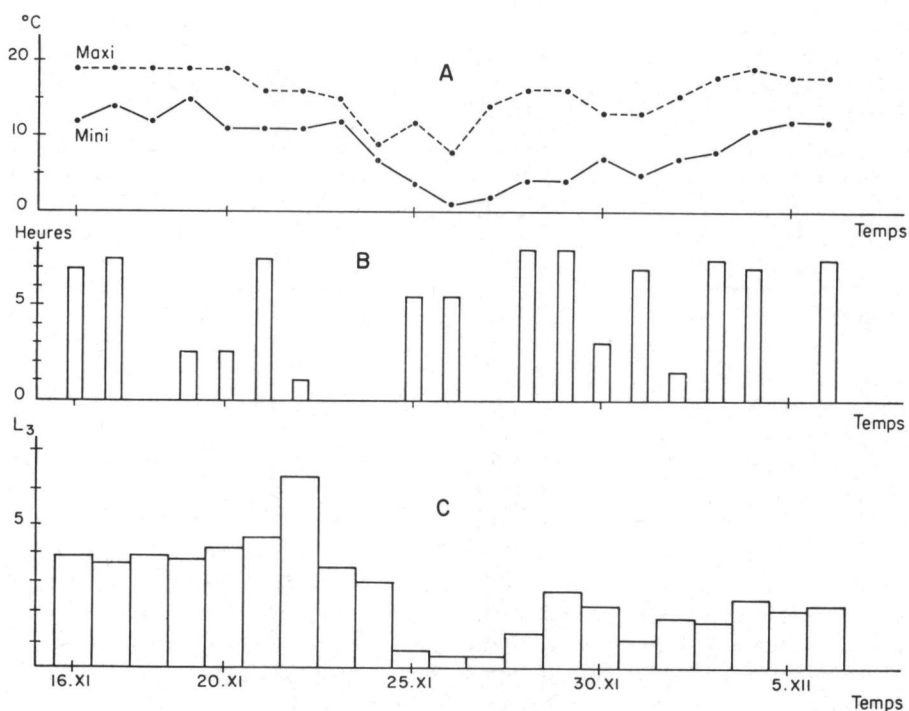


FIG. 1. — A : Température minimale et maximale enregistrée à l'endroit où sont entreposées les olives (lots « plein air ») à Kifissia (Attique).

B : Heures d'ensoleillement quotidien (enregistrement du Centre Sygrou, Kifissia).

C : Nombre total de larves migrantes de *D. oleae* pour cent olives saines au début de l'expérience sortant pendant la période du 16 novembre au 6 décembre 1976.

Durant les 3 semaines d'expérimentation, on a régulièrement enregistré la température et l'humidité relative à l'extérieur dans les conditions mêmes auxquelles sont exposées les olives. De plus, on a bénéficié des renseignements concernant la température, la pluviométrie et l'ensoleillement recueillis par les stations météorologiques des anciennes propriétés royales de Kryoneri et du Centre de Sygrou à Kifissia. Trois périodes différentes peuvent être distinguées (fig. 1 A et B) : pendant la première qui va du 15 au 23 novembre, le temps a été relativement doux et ensoleillé ; du 24 au 30 novembre, on a noté des températures basses, particulièrement au lever du jour et pendant les moments où ont eu lieu des chutes de pluie et de neige ; toutefois, cette semaine particulièrement froide a été ensoleillée au moins partiellement pendant 5 j. La dernière période a été d'un type intermédiaire entre les deux précédentes, marquée surtout par un net réchauffement. Parallèlement, lors des observations sur le terrain, on a mesuré les températures au niveau du fruit à l'aide d'une thermo-sonde électrique.

La récolte des olives destinées à l'expérimentation a été faite en une seule fois dans la journée du 15 novembre. Elle a eu lieu de manière à séparer les olives les plus mûres, donc susceptibles de tomber dans un avenir proche, de celles qui peuvent encore rester un certain temps sur l'arbre. Après un secouage manuel énergique des branches, on collecte au hasard des olives tombées sur le sol (appelées plus loin lots « sol »), et des olives parmi celles qui ne se sont pas détachées des branches (lots « arbre »). Ces olives sont ensuite disposées dans des boîtes transparentes en couches minces, par séries d'une centaine environ, sur des grilles métalliques à maille de 10 mm. Elles sont recouvertes d'un grillage destiné à éviter la prédation par les oiseaux et les petits rongeurs. Les boîtes sont réparties dans deux lieux différents : d'une part, dans un endroit qui est ensoleillé pendant quelques heures par jour (lots « plein air ») et d'autre part, sous un abri extérieur ombragé (lots « abrités »).

Les larves du troisième stade qui sortent spontanément des olives sont appelées par la suite « larves migrantes »*. Elles sont récoltées sur le fond des boîtes chaque deux heures de 7 h du matin à 19 h, exprimées en heure légale d'hiver ; le décalage entre cette dernière et l'heure solaire en Attique est, à cette époque de l'année, d'environ 70 mn, l'heure légale étant en avance sur l'heure solaire. Des observations complémentaires du même type ont été effectuées certaines nuits pendant lesquelles on a pratiqué des relevés à 0 h et à 5 h du matin. Les larves sont ensuite réparties suivant les besoins de l'expérimentation, soit dans des boîtes transparentes sèches, soit dans des boîtes remplies de sable ou de terre humide, afin de juger du temps nécessaire à la formation des pupes dans ces différentes conditions.

La chute des larves tombant directement des arbres est contrôlée grâce à dix récepteurs d'une surface totale de 1,5 m², disposés sur le sol sous divers arbres du verger étudié. On compte comme précédemment les larves tombées chaque 2 h, pendant 2 j consécutifs. De plus, on a opéré pendant une journée une récolte sur des bâches couvrant environ 12 m² sous la frondaison d'un arbre jugé représentatif de la parcelle.

(*) Ce déplacement saisonnier qui concerne, la quasi-totalité de la population larvaire, entraîne un **changement fondamental de l'habitat pupal** ; quelles que soient les raisons qui le déclenchent, il implique une **modification active** du comportement pré-pupal. Il a ainsi les caractéristiques d'une **migration** au sens écologique du terme, bien que ce dernier puisse paraître ici utilisé dans un sens inhabituel.

Résultats et discussion

1. — Etat de la population de *D. oleae* dans les fruits

Lors du prélèvement d'olives ayant servi à comptabiliser les sorties de larves migrantes de *D. oleae* hors des fruits en conditions semi-naturelles, on a effectué un contrôle de la population moyenne du ravageur existant alors dans l'olivieraie. Deux lots de cinquante olives prises au hasard dans les fruits tombés au sol et dans ceux restant dans l'arbre sont disséqués en vue de déterminer la composition de la population de *D. oleae*. Les résultats sont notés dans le tableau 1. Le faible nombre d'olives disséquées nous a permis d'obtenir une information essentiellement qualitative. On constate tout d'abord que l'attaque générale est importante et qu'elle se présente de manière différente dans les deux lots. Ainsi le taux de dégâts apparaît plus élevé dans le lot « sol » où 88 p. 100 des olives ont subi un dommage réel dû à *D. oleae* tandis que ce chiffre n'est plus que de 76 p. 100 dans le lot « arbre ». On note aussi une différence d'ancienneté de l'attaque dans les deux séries de fruits : le lot « sol » compte proportionnellement plus de trous de sortie de larves et plus de larves de troisième stade que le lot « arbre » dont la population est donc en moyenne plus jeune. De plus, au vu de l'ensemble des fruits, on note globalement qu'il n'existe qu'un petit nombre de trous de sortie d'adultes ; ceci indique que les générations estivales ont été très réduites et que seule la dernière génération avant la récolte est réellement importante (population larvaire présente abondante, nombre de trous de sortie de larves élevé). Cette situation est habituelle dans la majorité des vergers de Grèce continentale, si l'on excepte le cas de ceux plantés avec des variétés destinées à la production d'olives pour la confiserie. Au point atteint par la population larvaire à la date de récolte des fruits, on peut attendre des olives recueillies une quantité de l'ordre de quarante-quatre larves migrantes pour cent olives ; ajouté aux larves ayant déjà quitté le fruit avant cette époque, ceci représente pour toute la saison et jusqu'à la cueillette normale un apport d'environ trois cents larves susceptibles de former leurs pupes par m² de sol. Ce chiffre est en accord avec ceux enregistrés par

TABLEAU 1

Composition de la population préimaginale présente de *D. oleae* et traces des dégâts antérieurement commis dans les olives provenant de Kryoneri (Attique) le 15 novembre 1976

	Population préimaginale de <i>D. oleae</i> par rapport à l'ensemble des stades vivants présents (p. 100)					Traces de dégâts pour cent olives					Nombre d'olives saines pour cent olives
						trous de sortie de		piqûres stériles	galeries vides de larves de		
	œufs	1 ^{er} stade	2 ^e stade	3 ^e stade	pupes	larves	imagos		1 ^{er} stade	2 ^e stade	
lot « arbre »	4,4	13,0	30,4	47,8	4,4	26	2	8	8	6	24
lot « sol »	0	21,7	13,0	60,9	4,4	36	4	4	8	2	12

ailleurs dans des zones comparables (Laudého *et al.*, 1975 ; Liaropoulos *et al.*, à paraître).

Par ailleurs, on a pu souligner à l'occasion des observations effectuées que les conditions météorologiques à cette époque de l'année permettent le développement de *D. oleae*. D'une part, on constate que les températures relativement basses pour la saison ont certes ralenti la migration des larves mais que les sorties n'ont jamais été nulles (fig. 1 C). D'autre part, on a pu noter que l'ensoleillement, même s'il est réduit tant en intensité qu'en durée, peut jouer un rôle important dans le développement tardif des larves de *D. oleae*, principalement lorsque les olives changent de couleur. En effet, des relevés simultanés de température dans les fruits encore verts et dans ceux qui sont mûrs (donc noirs), selon que leur situation dans l'arbre est à l'ombre ou exposée au soleil, montrent, ainsi que la logique permettait de s'y attendre, que les fruits situés au côté nord de l'arbre ont sensiblement la même température que l'air ambiant ; par contre, ceux qui sont exposés au soleil sont à des températures bien supérieures (fig. 2 A). Si les observations sont réalisées en l'absence de vent, on peut noter entre un fruit vert placé au nord de l'arbre et un fruit vert placé au sud

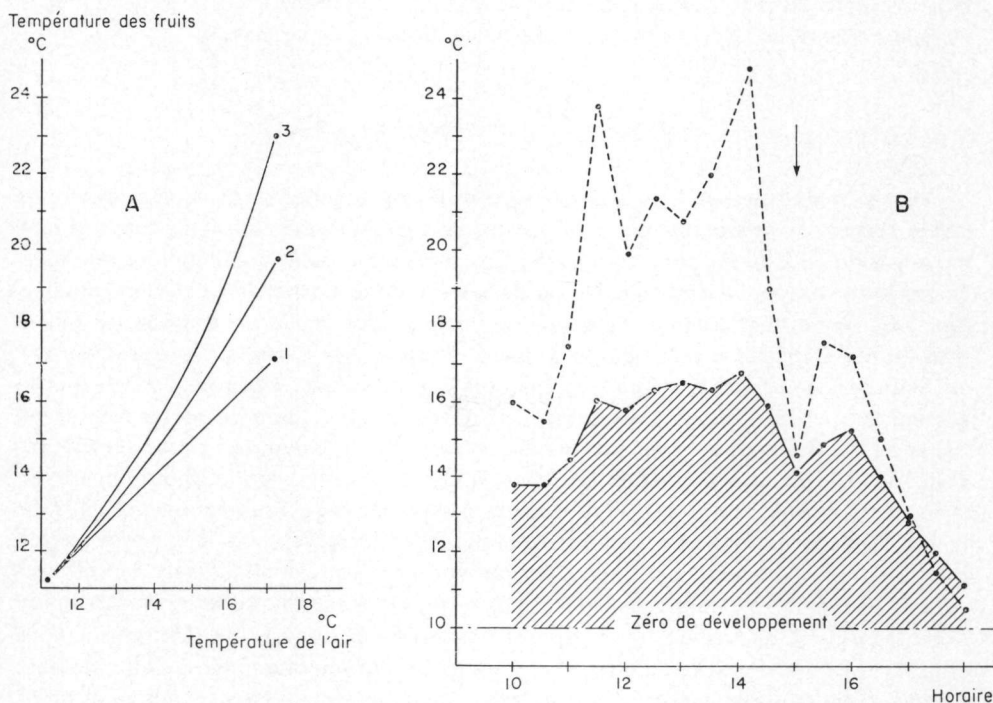


FIG. 2. — A : Température enregistrée dans les fruits en fonction de la température de l'air à l'intérieur de la frondaison de l'olivier, à 2 m du sol ; 1 : olives noires ou olives vertes situées au nord de l'arbre ; 2 : olives vertes situées au sud de l'arbre ; 3 : olives noires situées au sud de l'arbre. Les courbes sont établies à l'aide de vingt relevés successifs pour chacun des fruits, répartis entre 10 et 18 h le 17 novembre 1976.

B : Température enregistrée au cours de la journée dans deux des fruits ayant servi à établir les courbes 2 A ; en pointillé : olive noire située au sud de l'arbre ; en trait continu : olive noire située au nord de l'arbre. La flèche correspond à un ciel nuageux pendant une période de 20 mn (confirmée par l'enregistrement au solarigraphe).

des écarts de température de l'ordre d'un degré ; avec les fruits noirs, ces différences peuvent être de plusieurs degrés. On rappellera ici que, lors d'une expérimentation du même type concernant la température à l'intérieur du fruit, il a été noté qu'un vent d'une vitesse supérieure à 2 m/s ramenait les températures des fruits, quelle que soit leur exposition à celle de l'air ambiant (Young, comm. pers.). Si on considère en atmosphère calme la variation de température tout au long de la journée dans des fruits exposés à l'ensoleillement et dans des fruits situés à l'ombre, ce phénomène apparaît de manière encore plus sensible, entraînant ainsi des possibilités de développement très différentes dans les deux cas, dès que la température dépasse 10 °C considérée approximativement comme le zéro de développement pour les larves de *D. oleae* (Moore, 1960). Ainsi, la température enregistrée pendant une journée chaque demi-heure dans des fruits noirs pris ici pour exemple montre que le nombre de degrés-heures (exprimé par planimétrie des surfaces délimitées par les courbes et l'axe du zéro de développement) varie dans le rapport de 1 à 1,63 selon que ces olives sont situées au nord ou au sud de l'arbre (fig. 2 B). En conclusion, *D. oleae* peut avoir des possibilités de développement dans le fruit bien supérieures à celles que l'on pouvait attendre en ne prenant en considération que la température de l'air. Nous verrons dans le paragraphe suivant qu'un développement de *D. oleae* a effectivement existé dans les fruits mis en expérience au cours de ce travail.

2. — Nombre de larves migrantes recueillies

On a obtenu pendant les 21 j que durent les observations quatre cent quatorze larves sortant de l'ensemble des sept cent trente-sept fruits des différents lots, soit une moyenne de 56,2 larves pour cent fruits. Ces sorties ont eu lieu de manière modulée en fonction des conditions météorologiques de chaque partie de la période étudiée (fig. 1 C). Si on tient compte seulement de l'origine des fruits, on voit que les olives provenant des arbres et celles qui sont collectées après être tombées sur le sol donnent au bout de 3 semaines presque le même nombre de larves migrantes, soit respectivement 56,9 et 55,4 larves pour cent fruits. Cependant, la date de sortie des larves issues de ces deux séries n'est pas identique : en effet, pendant les 3 premiers jours, 66 p. 100 des larves proviennent des lots « sol » ; puis cette proportion diminue avec le temps et à partir du 6^e j, les lots « arbre » donnent régulièrement un peu plus de larves. Cette prédominance de sorties immédiates de larves hors des olives prêtes à tomber (sélectionnées par le secouage de l'arbre) tient essentiellement au fait que ce sont les olives les plus mûres qui tombent le plus facilement ; celles-ci étant les plus précoces ont été attractives plus tôt pour les femelles pondeuses de *D. oleae* qui sont donc à l'origine d'une population automnale de larves plus âgées. Dans les lots « arbre », les fruits sont dans un état de maturité moins avancé mais, bien qu'ils aient subi une attaque plus tardive, ils permettent un développement plus facile de toutes les larves et surtout des plus jeunes à l'inverse de ce qui se passe dans les lots « sol » dans lesquels de nombreuses olives pourrissent ou se dessèchent rapidement. C'est pourquoi les différents lots donnent, quelle que soit leur origine un nombre final sensiblement identique de larves migrantes. On notera que dans l'ensemble des lots, après le 10^e j, 25 p. 100 environ des olives récoltées ne sont sans doute plus aptes à permettre la croissance d'une jeune larve, bien qu'il soit difficile d'apprécier le point

au-delà duquel ce qui était la pulpe de l'olive ne peut plus héberger et nourrir une jeune larve de *D. oleae*.

Si on prend en considération la situation dans laquelle les olives ont été entreposées, on constate qu'il y a une différence notable entre le nombre des sorties des lots exposés au soleil pendant quelques heures par jour et de ceux qui restent en permanence à l'ombre (fig. 3). Le nombre total de sorties pour cent olives est respectivement 65,5 p. 100 dans les lots « plein air » et 40,4 p. 100 dans les lots « abrités ». Cette différence est surtout importante pendant les 9 premiers jours, c'est-à-dire avant le refroidissement brutal de la température ; les premiers lots fournissent en effet pendant cette période quarante-cinq larves pour cent fruits sains au début de l'expérience tandis que les autres n'en laissent sortir que vingt-cinq. Par la suite, les deux courbes de sortie des larves sont sensiblement parallèles.

La comparaison entre le nombre de larves sorties et celui de larves attendues en fonction de ce qu'indique l'échantillon initial du 15 novembre, permet de constater que les olives bénéficiant de l'action du soleil ont fourni un effectif de larves supérieur à celui qui était prévisible. Ainsi, dans le courant du 6^e j, on obtient l'ensemble des larves de troisième stade supposées présentes (fig. 3, flèche simple) ; puis au cours du 7^e j, on collecte l'ensemble des larves de deuxième et troisième stades (fig. 3, flèche double) et le 9^e j, l'ensemble de toutes les formes prépuales (fig. 3, flèche triple).

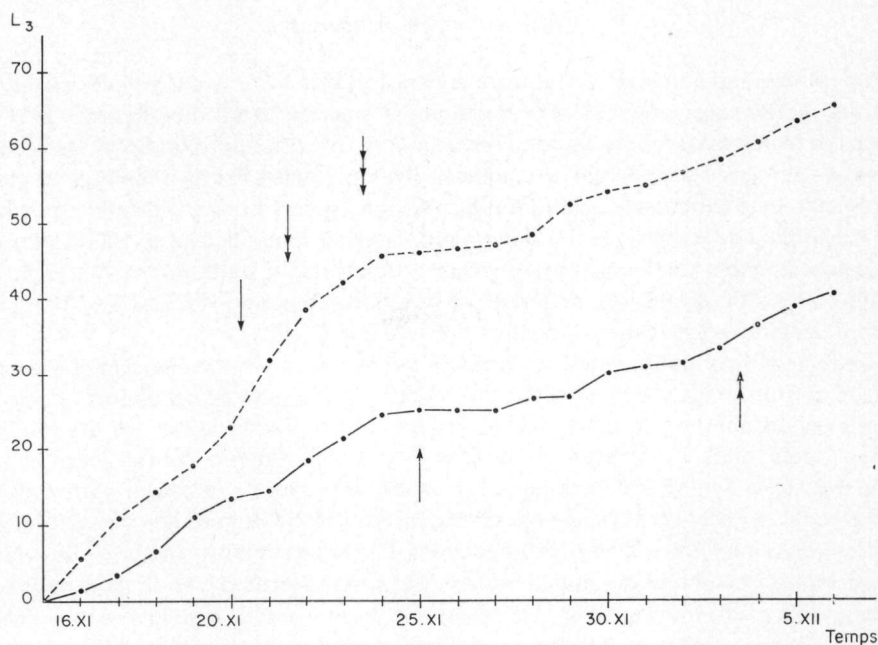


FIG. 3. — Nombre cumulé de larves migrantes de *D. oleae* pour cent olives saines au début de l'expérience ; — en pointillé : lorsque les olives sont ensoleillées quelques heures par jour (lots « plein air ») ; — en trait continu : lorsque les olives sont sous abri ombragé (lots « abrités »). Les flèches simples indiquent qu'il est sorti un nombre de larves migrantes égal au nombre de larves de troisième stade prévu dans chaque échantillon ; les flèches doubles indiquent que ce nombre est égal à celui des larves de deuxième et troisième stades, et la flèche triple, qu'il est égal à celui de l'ensemble des formes préimaginales qui peuvent statistiquement être contenues dans l'échantillon « plein air ».

Même dans le cas où on considère les galeries notées vides à l'examen initial comme autant de larves présentes qui n'auraient pas été vues, la population larvaire recueillie en moyenne dans les lots « plein air » dépasse de 17,9 p. 100 l'effectif prévisible, alors que dans les divers lots « abrités », elle reste dans les limites des prévisions.

Bien que cet écart entre le nombre de larves prévues et le nombre de larves obtenues soit dans des limites d'erreur envisageables en raison du faible nombre de fruits de l'échantillon initial, on peut toutefois affirmer qu'une multiplication tardive de *D. oleae* a existé au cours de cette expérimentation. Plusieurs faits concordants mènent à cette interprétation du supplément de population larvaire récolté. Tout d'abord, on a observé que des mouches issues de quelques pupes qui se forment à l'intérieur des fruits comme cela a été souvent constaté en d'autres lieux (Brites, 1930) ainsi que celles qui appartiennent à la population existant dans le milieu naturel, ont manifesté pendant les heures chaudes de la journée un intérêt pour les olives en bon état se trouvant sur les grilles. De plus, la température régnant à l'intérieur des fruits mûrs, en particulier comme on l'a vu lorsqu'ils sont exposés à l'ensoleillement, reste favorable à un développement de *D. oleae*. Enfin, compte tenu que les olives recevant chaque jour le soleil se sont desséchées en plus grand nombre, il sort toujours **proportionnellement** au nombre de fruits sains à un instant donné, une plus grande quantité de larves du lot « plein air ».

3. — Rythme nycthéméral de sortie

Le rythme journalier de sortie a été enregistré, soit à l'aide des relevés réguliers dans les boîtes expérimentales précédemment décrites, soit directement dans la nature. La collecte des larves qui tombent à travers les grilles dans les boîtes de récolte permet de préciser cette donnée au cours des diverses parties des nycthémères pendant la première période des observations (fig. 4 A). La plupart des sorties de larves a lieu à cette époque de l'année avant 7 h du matin, heure à laquelle 63,4 p. 100 des larves qui sortent chaque jour sont alors déjà hors des fruits. Ensuite, entre 7 et 9 h, on récolte 24,1 p. 100 des larves, de 9 à 11 h, ce chiffre diminue jusqu'à 7,5 p. 100, puis pendant le reste de la journée, il devient presque nul.

Cette grande quantité de larves tombant avant 7 h est elle-même irrégulièrement répartie dans le temps. Afin de préciser les aspects rythmiques de cet apport nocturne, des relevés du nombre de larves sorties à minuit et à 5 h du matin ont été réalisés pendant trois nuits consécutives. La répartition schématique représentée sur la figure 4 B est la synthèse de ces deux séries d'observations ; la partie diurne de la courbe porte sur sept cent trente-sept olives qui ont été à l'origine de cent huit larves ayant quitté le fruit entre 7 h et 19 h pendant 14 j ; la partie nocturne porte sur deux cent quarante-trois olives qui, de 19 h à 7 h, ont donné treize larves en trois nuits soit une moyenne de 5,34 larves pour cent olives. Ce dernier nombre de larves migrantes, qui peut paraître faible en première analyse, est cependant représentatif car il est confirmé par le décompte des sorties provenant des sept cent trente-sept olives mentionnées ci-dessus qui ont donné en moyenne pendant les trois mêmes nuits 5,44 larves pour cent olives, ainsi que par les résultats globaux des sorties ayant eu lieu avant 7 h pour l'ensemble des contrôles.

Ces observations ont pu être confirmées dans la nature : les relevés effectués au verger, portant sur cent onze larves ayant quitté les fruits montrent que la chute

plus souvent invoqué dans ce type de comportement est la lumière ; le fait que les sorties soient ici massivement groupées autour du lever du jour (fig. 4 B) indique que l'apparition des premières lueurs déclenche l'activité des larves ayant atteint la fin de leur croissance pondérale et ayant déjà creusé leur galerie de sortie. Toutefois, il faut remarquer que l'apparition des larves les plus précoces a lieu vers 5 h du matin, heure à laquelle on ne peut, en aucun cas invoquer l'effet de l'aube à cette saison. Si une part importante des larves quitte le fruit à la fin de la nuit, certaines d'entre elles migrent pendant la pleine obscurité, ce qui a déjà été vu en élevage sur milieu artificiel au laboratoire où les conditions de lumière sont aisément contrôlables (Tsitsipis, comm. pers.). Cette distribution de part et d'autre du début du jour est donc comparable à ce qui a été noté pour d'autres Trypétides comme *Pterandrus rosa* (Ksh.) et *Ceratitis capitata* (Wied.) en conditions naturelles (Myburgh, 1963), et qui a été analysé expérimentalement en élevage sur milieu artificiel au laboratoire pour *C. capitata* (Causse, 1974). Dans ce dernier cas, diverses situations d'éclairement amènent aux conclusions que deux phénomènes distincts concourent à induire ce rythme à une pareille heure dans le cycle nyctéméral. D'une part, une sortie massive imposée par un rythme endogène, se produit entre 10 et 13 h après le début de l'éclairement ; d'autre part, l'apparition de la lumière comme signal synchronisateur et comme stimulant de cette activité entraîne donc une sortie précipitée hors du milieu d'élevage de toutes les larves mûres de *C. capitata*. Il n'est pas dans nos possibilités de dire dans le cas de *D. oleae* si le rythme enregistré est de nature endogène ou exogène. Toutefois, une expérimentation préliminaire laisse entendre qu'à l'instar de *C. capitata*, les larves de *D. oleae* ont au laboratoire une activité de sortie hors du milieu d'élevage qui serait endogène (Tsitsipis, comm. pers.).

Quelques remarques paraissent s'imposer quant à l'action de la température sur la sortie des larves. Tout d'abord, il faut constater que les températures élevées ne favorisent pas directement les sorties, celles-ci n'ayant en général pas lieu pendant les heures les plus chaudes de la journée. Toutefois, une action des températures diurnes élevées peut, jointe à l'échauffement provoqué par l'ensoleillement, influencer sur le degré d'évolution des larves âgées ; aussi, ce sont les nuits qui succèdent à ces journées chaudes pendant lesquelles on voit apparaître un grand nombre de larves. Le cas des 17 et 18 novembre est à cet égard assez significatif. Ainsi, durant ces deux journées, la température moyenne de l'après-midi (de 12 à 18 h) est de 19 °C ; le 17 est une journée ensoleillée (7,5 h de soleil) tandis que pendant le 18, la nébulosité cache le soleil toute la journée. Les matinées qui succèdent sont sensiblement les mêmes et les températures enregistrées à 7 h sont respectivement de 12 et de 11 °C. Néanmoins, le 18 au matin, on collecte au premier relevé vingt-quatre larves, soit 83 p. 100 des larves migrantes de ce jour alors que le lendemain quinze larves seulement tombent à ce moment-là, c'est-à-dire 54 p. 100 de l'effectif du jour (fig. 4 A).

A l'inverse, on peut constater que la température minimale permettant la sortie est basse, à condition que les larves soient prêtes à effectuer ce déplacement : ainsi durant les 3 j pendant lesquels on a récolté un minimum de larves, c'est-à-dire les 25, 26 et 27 novembre (fig. 1 C), journées pendant lesquelles les températures enregistrées ont été particulièrement basses pour la saison (fig. 1 A), et où il y a eu des chutes de neige, on a tout de même obtenu une moyenne de 1,36 larve migrante pour cent fruits et par jour ; tout comme les autres jours, ces sorties se sont produites tôt le matin. Bien que le nombre de larves récoltées dans ces conditions soit faible, il ne semble pas

que l'abaissement de la température soit susceptible d'annuler la rythmicité du phénomène comme cela a été constaté sur les larves mûres de *Drosophiles* (Rensing et Hardeland, 1967), ni de susciter un rythme bimodal modulé par la thermopériode journalière (Danilevsky *et al.*, 1970). Mais pendant ces trois journées, quelques larves ayant tenté de sortir sont mortes sans pouvoir se dégager de l'opercule fendu qui reste à l'extrémité de la galerie larvaire, ce qui indique un tonus musculaire relativement faible. Ces observations permettent donc de définir le seuil thermique minimal d'activité de *D. oleae* pour cette phase de son développement par une température de l'ordre de 1 °C.

Enfin, en ce qui concerne l'humidité relative, une expérimentation préliminaire conduite en laboratoire semble montrer que celle-ci ne joue pas un rôle prépondérant dans la sortie des larves ; mais le fait que nous n'ayons pas eu la possibilité de contrôler cette information dans des conditions naturelles ou proches de celles de la nature ne nous permet pas de conclure quant au rôle réel de ce facteur comme signal de déclenchement de la sortie des larves tel qu'il existerait par exemple chez *Anastrepha ludens* (Loew) (Baker *et al.*, 1944). De plus, on sait la difficulté qu'il y a à séparer l'action spécifique de l'hygrométrie de celle de l'abaissement de température, ce qui a fait attribuer un rôle prépondérant à la thermopériode comme facteur-signal de sortie des larves de *P. rosa* et de *C. capitata* (Myburgh, 1963).

4. — Durée de vie libre avant la pupaison

Après la sortie des larves hors des fruits il s'écoule un certain temps avant que la pupa soit formée. Cette durée de vie libre de la larve de troisième stade est variable avec la température ; si l'activité motrice est plus intense lorsque la température est élevée, la durée de vie libre précédant la pupaison est dans ce cas plus courte. A titre d'exemple, du 16 au 23 novembre, période clémente pendant laquelle la température moyenne a été de 15,0 °C, 69,8 p. 100 des cent seize larves observées sont passées au stade pupa le jour même de leur sortie et les autres, dès le lendemain (fig. 5). Lorsque la température moyenne est plus basse, comme ce fut par exemple le cas entre le 24 et le 28 novembre (7,7 °C), il est exceptionnel que les larves forment leur pupa au cours de la journée même de leur sortie ; en effet, sur cinquante-trois larves recueillies dans ces conditions, seules 3,8 p. 100 sont passées au stade pupa dès le premier jour. Les autres larves ont vu leur pupaison différée plus ou moins longtemps. 24,5 p. 100 sont passées au stade pupa après 1 j, 32,7 p. 100 après 2 j, 30,2 p. 100 après 3 j et 9,4 p. 100 après 4 j. Il faut toutefois remarquer que, malgré les conditions fort sévères durant lesquelles s'est déroulé cet essai de pupaison au froid, toutes les larves ont formé une pupa normalement constituée.

Dans le cas où la température ambiante est normale pour l'époque considérée, l'heure de la sortie de la larve intervient sur le temps de vie libre avant la pupaison. Les larves sorties avant 11 h du matin, c'est-à-dire la presque totalité de l'effectif quotidien forment leur pupa avant 19 h pour 77,1 p. 100 d'entre elles (fig. 5). Par contre, celles qui sortent après 11 h du matin forment leur pupa le lendemain, en règle générale avant 13 h. La durée de vie libre active peut donc être estimée à un minimum d'environ 10 h et à 24 h comme maximum, si les conditions thermiques ne sont pas trop rigoureuses. Cette durée observée dans des conditions naturelles, quant à la photopériode et à la thermopériode, est évidemment plus longue que celle

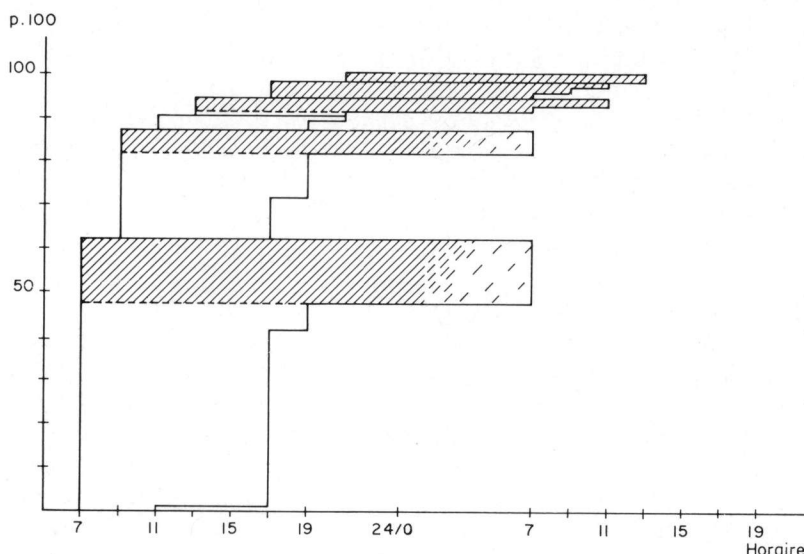


FIG. 5. — Temps s'écoulant entre la sortie et la pupaison des larves de *D. oleae* migrantes ($n = 116$) pendant la période du 16 au 23 novembre 1976 ; en ordonnée : pourcentage de larves récoltées à 7 h, 9 h, etc. ; en abscisse : durée séparant la sortie de la formation de la pupa. En clair : larves s'empupant le jour même de leur sortie ; en hachuré : larves s'empupant le lendemain.

qu'on connaît dans les élevages où elle est en effet estimée à 3 ou 4 h (à 25 °C et 50 p. 100 d'humidité relative) ; mais ce délai avant pupaison peut parfois être prolongé, notamment lorsque les facteurs externes tels que la lumière sont constants (Tsitsipis, comm. pers.).

Le contact des larves avec du sable ou de la terre peut éventuellement accélérer légèrement le phénomène de pupaison, à condition que les divers agrégats ne soient pas entourés d'un film d'eau continu. On constate alors un enfouissement rapide des larves posées sur un support meuble, bien qu'il arrive que celles-ci reviennent à la surface et recommencent à se déplacer à la recherche d'un autre site d'enfouissement. Dans la nature, un comportement du même type a pu être noté. L'observation de larves placées à la surface du sol a permis de constater des temps de déplacements horizontaux de 15 à 50 mn pour la plupart d'entre elles avant qu'elles s'enfouissent, le temps maximum nécessaire à l'enfouissement d'une larve ayant été de 245 mn après que celle-ci ait effectué au moins trois enfouissements temporaires suivis de remontées.

Conclusion

Les informations enregistrées à propos de l'étude du rythme de sortie hors des fruits des larves migrantes soulignent le caractère quasi obligatoire à l'automne de cette phase de la vie de *D. oleae*. En effet, nous avons vu que même lorsque les conditions extérieures sont particulièrement sévères, la sortie des larves peut avoir lieu. Il n'était pas dans nos objectifs de déterminer les causes ou les mécanismes internes de ce déplacement ; mais nous avons cherché à préciser ici à quel moment de la journée

et pour quelle durée des larves migrantes de *D. oleae*, après avoir quitté les fruits, sont exposées à l'action régulatrice des facteurs naturels. On verra en effet (Liariopoulos *et al.*, à paraître) que la diminution considérable que la population de *D. oleae* subit pendant sa phase hypogée commence dès la période de vie larvaire libre précédant la pupaison.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Diurnal rhythm in emergence from fruits of last instar larvae of the Olive fruit fly Dacus oleae (Gmel.) (Diptera, Tryptetidae) during autumn

The emergence of the last instar larvae from the fruits in autumn was studied in olive groves infested by a fairly late population of *D. oleae*, as it is common in Attiki (Greece) (table I). Data were collected during 3 weeks close to harvest, first from field observations, secondly from experimental boxes either exposed to the sun for a part of the day, or placed in the shade. They showed that the larvae began to drop a few hours before sunrise, then when the first daylight appeared they reached a conspicuous peak of activity, which decreased and virtually stopped from noon to the next morning (fig. 4 A and B).

When the temperature was relatively high, pupation most often occurred the same day, after about 10 hours (fig. 5); when the weather was colder, the emergence of the larvae gradually lessened, yet without stopping altogether, though the minimal daily temperatures went down to 1 °C (fig. 1 A and C). So, pupation of migrating larvae was delayed up to 4 days.

The olive fruits, mainly the coloured ones (fig. 2), which were even moderately insolated due to their exposure in the trees, made an habitat in which the temperature increase may have been likely to permit larval development to go on (fig. 3) and even the populations of *D. oleae* to multiply during the whole experiment time.

Références bibliographiques

- BAKER A. C., STONE W. E., PLUMMER C. C., MCPHAIL M., 1944. A review of studies on the Mexican fruit fly and related mexican species. USDA, Misc. Publ., **531**, 1-555 (in Bateman, 1972).
- BATEMAN M. A., 1972. The ecology of fruit flies. *Annu. Rev. Entomol.*, **17**, 493-518.
- BATEMAN M. A., 1976. Fruit flies. In Delucchi V. L., *Studies in biological control*, IBP, **9**, 11-49.
- Brites G., 1930. Observations sur les pupes de *Dacus oleae* Rossi incluses dans les olives. *Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra*, Ser II, **3**, 1-5.
- CAUSSE R., 1974. Etude d'un rythme circadien du comportement de prénymphe chez *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt., Tryptetidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6**, 475-498.
- DANILEVSKY A. S., GORYSHIN N. I., TYSHCHENKO V. P., 1970. Biological rhythms in terrestrial arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, **15**, 201-244.
- LAUDÉHO Y., CANARD M., LIAROPOULOS C., à paraître. Etude de l'origine de la phase hypogée de la population de *Dacus oleae* (Gmel.) (Dipt., Tryptetidae).
- LIAROPOULOS C., LOUSKAS C., CANARD M., LAUDÉHO Y., à paraître. Evolution de la population de *Dacus oleae* (Gmel.) (Dipt., Tryptetidae) pendant la phase hypogée de son cycle.
- MARTELLI G., 1908. Note dietologica sulla mosca delle olive (*Dacus oleae*). *Boll. Lab. Zool. Portici*, **2**, 3-12.
- MARTIN H., 1948. Observations biologiques et essais de traitement contre la Mouche de l'olive *Dacus oleae* (Rossi) dans la province de Tarragone (Espagne) de 1946 à 1948. *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, **21**, 361-402.
- MELIS A., 1953. Nuove osservazioni sui costumi della mosca delle olive (*Dacus oleae* Gmel.) nella Toscana litoranea, con particolare riferimento agli sfarfallamenti invernali e primaverili. *Redia*, **38**, 1-84.
- MOORE I., 1960. Contribution to the ecology of the olive fly, *Dacus oleae* Gmel. *Israel Min. Agric. Res. Sta. spec. Bull.*, **26**, 1-53 (in Delucchi, IBP, **9**, 1976).

- MYBURGH A. C., 1963. Diurnal rhythms in emergence of mature larvae from fruit and eclosion of adult *Pterandrus rosa* and *Ceratitis capitata*. *Sth Afr. J. agric. Sci.*, **5**, 457-463.
- RENSING L., 1965. Ontogenic timing and circadian rhythms in insects. In Aschoff J., *Circadian clocks*, North-Holland publ., Amsterdam, 406-412.
- RENSING L., HARDELAND R., 1967. Zur Wirkung der circadianen Rhythmik auf die Entwicklung von *Drosophila*. *J. Insect Physiol.*, **13**, 1547-1568.
- TZANAKAKIS M. E., 1964. Preliminary observations on the effect of certain light conditions on the pupation of the olive fruit fly *Dacus oleae* outside the fruit. *Z. angew. Entomol.*, **55**, 94-99.
- TZANAKAKIS M. E., TSITSIPIS J. A., ECONOMOPOULOS A. P., FYTIZAS E., 1967. Recent studies with *Dacus oleae* at the Demokritos Nuclear Research Center, Greece. *Doc. FAO, 7th FAO Meeting on Control of Olive Pests*, Palermo, 1-33.
-

Influence de l'hôte sur la fécondité de trois *Ooencyrtus* (Hym. Encyrtidae), parasites oophages des Punaises des Blés

M. LARAICHI

Ecole Nationale d'Agriculture,
Meknes (Maroc)

Résumé

L'influence de l'hôte sur le potentiel reproducteur de ses entomophages a été étudiée dans le cas des trois parasites oophages : *Ooencyrtus fecundus* Ferr. et Voeg., *O. nigerrimus* Ferr. et Voeg. et *O. telenomicida* Vass. On constate d'une part que des femelles d'*Ooencyrtus* issues d'œufs de *Solenostethium lynceum* F (Het. Pentatomidae) ont une fécondité supérieure à celle de femelles issues d'œufs d'*Aelia cognata* Fieb (Het. Pentatomidae). D'autre part, la fécondité moyenne des *Ooencyrtus* est fonction de la nature de l'hôte parasité. Enfin, l'adaptation à un hôte d'élevage A diffèrent de l'hôte naturel B semble pouvoir se réaliser au bout d'un certain nombre de générations effectuées sur A.

Introduction

Les Punaises des Blés sont essentiellement représentées au Maroc par les trois espèces : *Aelia cognata* Fieb, *A. germari* Kust. et *A. acuminata* L. Les œufs de ces Pentatomides sont fréquemment parasités dans la nature par des Hyménoptères Encyrtidae du genre *Ooencyrtus* : *O. fecundus* Ferr. et Voeg., *O. nigerrimus* Ferr. et Voeg. et *O. telenomicida* Vass. Des prospections effectuées dans différents biotopes nous ont montré cependant que ces *Ooencyrtus* étaient capables de parasiter de nombreux Hétéroptères appartenant aux familles des Pentatomidae, des Scutelleridae et des Reduviidae. Nous avons donc voulu étudier l'influence éventuelle de quelques-uns de ces hôtes sur le potentiel reproducteur de leurs parasites. Cette influence peut résulter à la fois de la nature de l'hôte d'origine et de celle de l'hôte parasité. Deux types d'expériences ont été par conséquent réalisés :

- des femelles issues respectivement de deux hôtes A et B sont mises en présence du même hôte (A et B) ;
- des femelles issues du même hôte A sont mises en présence respectivement des hôtes A, B, C, etc...

I. — Influence de l'hôte d'origine

Dans cette expérience, nous avons testé la fécondité de deux lots de femelles (A et B) quotidiennement pourvues en pontes fraîches d'*A. cognata*, dès leur naissance.

Lot A : Femelles issues d'œufs d'*A. cognata*.

Lot B : Femelles issues d'œufs de *Solenostethium lynceum* F. (Het. Pentatomidae).

Chaque lot comportait six femelles vierges, élevées isolément à 30° et 60 p. 100 d'humidité relative.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont consignés dans le tableau 1.

TABLEAU 1
Influence de l'hôte d'origine (A = *A. cognata* ; B = *S. lynceum*)
sur la fécondité de *O. fecundus* et *O. nigerrimus*

Espèces		<i>O. fecundus</i>		<i>O. nigerrimus</i>	
Lots		A	B	A	B
Femelles	1	1,964	2,097	1,892	2,097
	2	1,996	2,161	1,973	2,114
	3	2,075	2,230	1,991	2,164
	4	2,114	2,248	2,025	2,179
	5	2,137	2,288	2,033	2,215
	6	2,248	2,408	2,075	2,272
Total		12,534	13,433	11,991	13,041
Moyenne		2,089	2,239	1,998	2,173
Variance		0,010	0,011	0,004	0,004

Dans le cas de *O. fecundus*, le dénombrement de la ponte est le suivant :

— six femelles A pondent sept cent cinquante-quatre œufs soit en moyenne 125,67 œufs par femelle.

— six femelles B pondent mille soixante-sept œufs soit en moyenne 177,83 œufs par femelle.

Les femelles B pondent donc en moyenne 52,16 œufs de plus que les femelles A. La différence de fécondité constatée est statistiquement significative (F calculé = 6,12 ; F. 0,05 = 4,96).

Pour *O. nigerrimus*, les résultats sont les suivants :

— six femelles A pondent six cent trois œufs, soit en moyenne 100,50 œufs par femelle.

— six femelles B pondent neuf cent trois œufs, soit en moyenne 150,50 œufs par femelle.

Il existe donc une différence de cinquante œufs entre les fécondités moyennes des deux lots en faveur des femelles B. Cette différence est hautement significative au seuil 1 p. 100 (F calculé = 22,52 ; F 0,01 = 10,00).

Pour les deux espèces d'*Ooencyrtus* étudiées, la fécondité des femelles issues de *S. lynceum* est donc nettement supérieure à celle des femelles issues d'*A. cognata*.

Toutes les femelles utilisées dans cette expérience proviennent d'une souche élevée pendant plusieurs générations au laboratoire sur *A. cognata*.

II. — Influence de l'hôte parasité

Pour *O. fecundus*, cinq lots de cinq femelles ont été constitués et mis en présence respectivement des hôtes suivants : *A. cognata* (Pentatomidae), *Eurydema ornatum* L. (Pentatomidae), *Graphosoma lineata* L. (Scutelleridae), *Graphosoma semipunctata* Fabr (Scutelleridae) et *Ventocoris nigellae* F (Scutelleridae).

Pour *O. nigerrimus* et *O. telenomicida* seuls les quatre premiers hôtes ont été retenus, *V. nigellae* n'ayant pu être maintenu suffisamment longtemps en élevage.

Les femelles sont élevées isolément (30°, 60 p. 100 HR) en présence d'une ponte-hôte renouvelée quotidiennement.

A. — Cas de *O. fecundus*

Le tableau 2 précise, pour les cinq espèces-hôtes, les fécondités (après transformation logarithmique) enregistrées au sein de chaque lot.

TABLEAU 2

Nombre d'œufs déposés par des femelles de *O. fecundus*
élevées isolément sur différents hôtes

Hôtes	<i>A. cognata</i>	<i>E. ornatum</i>	<i>G. lineatum</i>	<i>G. semipunctata</i>	<i>V. nigellae</i>
1	2,079	1,556	1,875	1,230	1,732
2	2,140	1,643	1,939	1,556	1,748
Femelles 3	2,193	1,681	2,061	1,716	1,857
4	2,225	1,813	2,064	1,732	1,886
5	2,230	1,826	2,176	1,845	2,004
Total	10,868	8,520	10,116	8,080	9,229
Moyenne	2,173	1,704	2,023	1,616	1,846
Variance	0,004	0,013	0,014	0,057	0,012
Test F	F calculé = 12,95 ; F 0,01 = 4,43 pour 4 et 20 d. l. l. ; HS				

Les femelles de *O. fecundus* ont pondu en moyenne 45,80 œufs sur *G. semipunctata*, 52,00 œufs sur *E. ornatum*, 72,00 œufs sur *V. nigellae*, 108,60 œufs sur *G. lineata* et 150,40 œufs sur *A. cognata*.

L'analyse statistique à l'aide du test de Keuls n'indique pas de différence significative entre *G. semipunctata* et *E. ornatum* d'une part et entre *E. ornatum* et *V. nigellae* d'autre part. Ces deux groupes sont cependant significativement différents de *G. lineata* et d'*A. cognata*. Il existe en outre un écart significatif entre ces deux dernières espèces.

Il est donc possible d'établir le classement suivant :

$$(G. semipunctata - E. ornatum - V. nigellae) < G. lineata < A. cognata.$$

B. — Cas de *O. nigerrimus*

Le tableau 3 traduit en données logarithmiques les résultats obtenus.

TABLEAU 3
Nombre d'œufs déposés par des femelles de *O. nigerrimus*
élevées isolément sur différents hôtes

Hôtes	<i>A. cognata</i>	<i>E. ornatum</i>	<i>G. lineata</i>	<i>G. semipunctata</i>
1	1,826	1,230	1,580	1,556
2	1,881	1,230	1,643	1,681
Femelles 3	1,964	1,279	1,748	1,690
4	1,987	1,415	1,756	1,699
5	2,064	1,431	1,763	1,748
Total	9,722	6,586	8,491	8,375
Moyenne	1,944	1,317	1,698	1,675
Variance	0,009	0,010	0,007	0,005
Test F	F calculé = 44,04 ; F 0,01 = 5,29 pour 3 et 16 d. l. l. ; HS			

Les femelles de *O. nigerrimus* ont pondu en moyenne 21,20 œufs sur *E. ornatum*, 47,80 œufs sur *G. semipunctata*, 50,60 œufs sur *G. lineata* et 89,60 œufs sur *A. cognata*. On enregistre donc une baisse importante de la fécondité en présence d'*E. ornatum*, tandis que la reproduction la plus active est réalisée avec des pontes d'*A. cognata*. Le test de Keuls ne révèle, par contre, aucune différence significative entre *G. lineata* et *G. semipunctata* qui constituent ainsi un groupe intermédiaire entre *E. ornatum* et *A. cognata*, d'où le classement suivant :

$$E. ornatum < (G. semipunctata - G. lineata) < A. cognata.$$

C. — Cas de *O. telenomicida*

Comme dans le cas de *O. nigerrimus*, quatre hôtes ont été testés : *A. cognata*, *E. ornatum*, *G. lineata* et *G. semipunctata*.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont rassemblés dans le tableau 4.

TABLEAU 4
Nombre d'œufs déposés par des femelles de *O. telenomicida*
élevées isolément sur différents hôtes

Hôtes	<i>A. cognata</i>	<i>E. ornatum</i>	<i>G. lineata</i>	<i>G. semipunctata</i>
1	1,785	0,778	1,398	1,362
2	1,813	0,845	1,544	1,477
Femelles 3	1,903	1,079	1,580	1,653
4	1,924	1,204	1,690	1,663
5	1,959	1,204	1,778	1,663
Total	9,385	5,111	7,990	7,817
Moyenne	1,877	1,022	1,598	1,563
Variance	0,005	0,040	0,021	0,019
Test F	F calculé = 29,82 ; F 0,01 = 5,29 pour 3 et 16 d. l. ; HS			

Les femelles de *O. telenomicida* ont pondu en moyenne 11,40 œufs sur *E. ornatum*, 38,00 œufs sur *G. semipunctata*, 41,40 œufs sur *G. lineata* et 76,20 œufs sur *A. cognata*.

Le minimum et le maximum de fécondité sont donc réalisés respectivement en présence d'*E. ornatum* et d'*A. cognata*. Aucune différence significative n'existe pas ailleurs entre *G. lineata* et *G. semipunctata* qui se classent ainsi :

$$E. ornatum < (G. semipunctata - G. lineata) < A. cognata.$$

III. — Essai d'accoutumance à l'hôte

Les pontes de *G. semipunctata* ayant induit, pour les trois espèces d'*Ooencyrtus* étudiées, une baisse de la fécondité par rapport à celle des femelles installées sur *A. cognata*, nous avons cherché à voir si ce phénomène n'était pas le résultat d'une préadaptation à l'hôte d'origine. Les femelles utilisées dans l'essai précédent proviennent en effet d'une souche (A) de laboratoire entretenue pendant plusieurs générations consécutives aux dépens d'*A. cognata*. Il est donc possible que l'abaissement du potentiel reproducteur manifesté au contact de *G. semipunctata* soit la conséquence d'une perturbation dans le comportement d'un parasite préadapté à un hôte donné et mis en présence d'un nouvel hôte.

Pour tester l'hypothèse d'une accoutumance à l'hôte, nous avons conçu l'expérience suivante : des femelles issues de la souche A ont été mises à pondre sur des œufs de *G. semipunctata*. La descendance obtenue a été ensuite le point de départ d'une

nouvelle souche (B) entretenue pendant douze générations consécutives sur *G. semipunctata*. A la treizième génération, trois lots de cinq femelles élevées isolément ont été constitués :

- Lot 1 : chaque femelle reçoit quotidiennement deux pontes d'*A. cognata* ;
- Lot 2 : chaque femelle reçoit quotidiennement deux pontes de *G. semipunctata* ;
- Lot 3 : chaque femelle reçoit quotidiennement une ponte d'*A. cognata* et une ponte de *G. semipunctata*.

Des lots identiques ont été également constitués avec des femelles de la souche A. Tous les jours nous procédions au décompte du nombre d'œufs déposés par chaque femelle. A la fin de l'expérience, il était ainsi possible de comparer le parasitisme respectif de *G. semipunctata* et d'*A. cognata* par les deux souches A et B.

A. — Cas de *O. fecundus*

Les résultats, après transformation logarithmique, sont groupés dans le tableau 5.

TABLEAU 5

Variations de la fécondité de O. fecundus en fonction de la souche d'origine
(A = souche entretenue sur *A. cognata* ; B = souche entretenue sur *G. semipunctata*)
et de l'espèce hôte disponible (AC = *A. cognata* ; GS = *G. semipunctata*)

Souches		Souche A				Souche B			
Lots		1	2	3		1	2	3	
Hôtes		AC	GS	AC	GS	AC	GS	AC	GS
Femelles	1	1,991	1,544	1,908	1,176	2,114	2,000	1,724	1,724
	2	2,158	1,602	1,924	1,431	2,190	2,017	1,740	1,771
	3	2,170	1,653	2,000	1,462	2,228	2,025	1,740	1,778
	4	2,290	1,785	2,061	1,505	2,269	2,097	1,756	1,845
	5	2,318	1,819	2,072	1,544	2,320	2,155	1,944	1,954
Total		10,928	8,404	9,965	7,119	11,122	10,294	8,905	9,073
Moyenne		2,185	1,681	1,993	1,424	2,224	2,059	1,781	1,814
Variance		0,017	0,014	0,006	0,021	0,006	0,004	0,008	0,008

1 = 2 pontes d'*A. cognata* ; 2 = 2 pontes de *G. semipunctata*.
3 = 1 ponte d'*A. cognata* + 1 ponte de *G. semipunctata*.

Au bout de treize générations les femelles B déposent en moyenne 169,80 œufs par femelle sur pontes d'*A. cognata* contre 158,60 œufs pour les femelles A, soit une différence de 11,20 œufs qui n'est pas significative au seuil 5 p. 100 (F calculé = 0,32 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d. l. l.).

Sur pontes de *G. semipunctata*, les femelles B déposent en moyenne 115,60 œufs par femelle contre 49,40 œufs pour les femelles A, soit une différence de 66,20 œufs qui est hautement significative au seuil 1 p. 100.

Quand les femelles ont le choix entre *A. cognata* et *G. semipunctata*, celles issues de la souche B pondent en moyenne 61,60 œufs sur *A. cognata* et 66,40 œufs sur *G. semipunctata*, soit une différence de 4,80 œufs qui n'est pas significative au seuil 5 p. 100 (F calculé = 0,34 ; $F_{0,05} = 5,32$ pour 1 et 8 d. l. l.) ; par contre, celles issues de la souche A déposent en moyenne 99,60 œufs sur *A. cognata* et 27,60 œufs sur *G. semipunctata* soit une différence de 72,00 œufs qui est hautement significative. Les femelles A préfèrent donc *A. cognata*, tandis que les femelles B pondent indifféremment sur *A. cognata* ou sur *G. semipunctata*.

Il semblerait par conséquent qu'une adaptation des femelles de *O. fecundus* aux pontes de *G. semipunctata* se soit produite au bout de treize générations d'élevage continu sur ce nouvel hôte. Les femelles B continuent cependant à parasiter aussi bien les pontes d'*A. cognata* que les femelles A.

B. — Cas de *O. nigerrimus*

Le tableau 6 précise, après transformation logarithmique, les fécondités des différentes femelles mises en expérience.

TABLEAU 6

Variations de la fécondité de *O. nigerrimus* en fonction de la souche d'origine
(A = souche entretenue sur *A. cognata* ; B = souche entretenue sur *G. semipunctata*)
et de l'espèce hôte disponible (AC = *A. cognata* ; GS = *G. semipunctata*)

Souches		Souche A				Souche B			
Lots		1	2	3		1	2	3	
Hôtes		AC	GS	AC	GS	AC	GS	AC	GS
Femelles	1	2,021	1,431	1,875	—	1,944	1,785	1,924	1,176
	2	2,117	1,653	1,929	0,845	1,968	1,799	1,929	1,431
	3	2,130	1,681	1,959	0,845	1,978	1,934	1,959	1,505
	4	2,220	1,681	2,000	1,079	2,004	1,964	2,029	1,580
	5	2,228	1,716	2,037	1,342	2,017	1,991	2,120	1,653
Total		10,717	8,163	9,801	4,589	9,912	9,474	9,962	7,346
Moyenne		2,143	1,633	1,960	1,028	1,982	1,895	1,992	1,469
Variance		0,007	0,013	0,004	0,036	0,008	0,009	0,007	0,034

1 = 2 pontes d'*A. cognata* ; 2 = 2 pontes de *G. semipunctata*.
3 = 1 ponte d'*A. cognata* + 1 ponte de *G. semipunctata*.

Les femelles B déposent en moyenne 96,20 œufs par femelle sur pontes d'*A. cognata* contre 141,20 œufs pour les femelles A, soit une différence de 45,00 œufs qui est hautement significative au seuil de 1 p. 100 (F calculé = 16,12 ; F 0,01 = 11,20 pour 1 et 8 d. l. l.).

Sur pontes de *G. semipunctata*, les femelles B déposent en moyenne 80,00 œufs par femelle contre 44,00 œufs pour les femelles A, soit une différence de 36,00 œufs qui est hautement significative.

Quand les femelles ont le choix entre *A. cognata* et *G. semipunctata*, celles issues de la souche B pondent en moyenne 99,80 œufs sur *A. cognata* et 31,40 œufs sur *G. semipunctata*, tandis que celles issues de la souche A déposent en moyenne 92,00 œufs sur *A. cognata* et 10,20 œufs sur *G. semipunctata*.

Les femelles B continuent donc à préférer les pontes d'*A. cognata* mais semblent cependant avoir plus tendance à parasiter les pontes de *G. semipunctata* que les femelles A (31,40 œufs contre 10,20 œufs soit une différence de 21,20 œufs qui est significative au seuil 5 p. 100 (F calculé = 11,14 et F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d. d. l.).

En l'absence de choix, les femelles B paraissent, par contre, en mesure de parasiter aussi bien les pontes de *G. semipunctata* que celles d'*A. cognata* : 80,00 œufs contre 96,20 œufs soit une différence de 16,20 œufs qui n'est pas significative au seuil 5 p. 100 (F calculé = 3,93 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d. l. l.).

C. — Cas de *O. telenomicida*

L'ensemble des résultats, après transformation logarithmique, sont rassemblés dans le tableau 7.

TABLEAU 7

Variations de la fécondité de *O. telenomicida* en fonction de la souche d'origine
(A = souche entretenue sur *A. cognata* ; B = souche entretenue sur *G. semipunctata*)
et de l'espèce hôte disponible (AC = *A. cognata*, GS = *G. semipunctata*)

Souches		Souche A				Souche B			
Lots		1	2	3		1	2	3	
Hôte		AC	GS	AC	GS	AC	GS	AC	GS
Femelles	1	1,881	1,322	1,857	0,699	1,806	1,568	1,839	1,204
	2	1,964	1,556	1,929	0,778	1,881	1,690	1,851	1,230
	3	1,978	1,568	1,954	0,903	1,908	1,740	1,903	1,255
	4	2,004	1,580	1,959	0,954	2,029	1,826	1,934	1,447
	5	2,033	1,707	1,991	1,041	2,057	1,832	1,959	1,491
Total		9,860	7,734	9,691	4,376	9,682	8,657	9,487	6,628
Moyenne		1,972	1,547	1,938	0,875	1,936	1,731	1,897	1,326
Variance		0,003	0,019	0,002	0,019	0,011	0,012	0,003	0,018

1 = 2 pontes d'*A. cognata* ; 2 = 2 pontes de *G. semipunctata*.
3 = 1 ponte d'*A. cognata* + 1 ponte de *G. semipunctata*.

Les femelles B déposent en moyenne 88,40 œufs par femelle sur pontes d'*A. cognata* contre 94,40 œufs pour les femelles A, soit une différence de 6,00 œufs qui n'est pas significative au seuil 5 p. 100 (F calculé = 0,44 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d. l. l.).

Sur pontes de *G. semipunctata*, les femelles B déposent en moyenne 55,20 œufs par femelle contre 36,60 œufs pour les femelles A, soit une différence de 18,60 œufs qui est significative à 5 p. 100 (F calculé = 5,43 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d. l. l.).

Quand les femelles ont le choix entre *A. cognata* et *G. semipunctata*, celles issues de la souche B pondent en moyenne 79,40 œufs sur *A. cognata* et 22,00 œufs sur *G. semipunctata*, tandis que celles issues de la souche A déposent en moyenne 87,30 œufs sur *A. cognata*, et 7,80 œufs sur *G. semipunctata*.

Malgré un élevage continu durant douze générations sur œufs de *G. semipunctata*, les femelles de *O. telenomicida* continuent donc à manifester une préférence pour les pontes d'*A. cognata*. Les pontes de *G. semipunctata* semblent cependant être plus fréquemment parasitées par les femelles B que par les femelles A (22,00 œufs contre 7,80 œufs soit une différence de 14,20 œufs qui est hautement significative au seuil 1 p. 100 : F calculé = 27,78 et F 0,01 = 11,2 pour 1 et 8 d. d. l.).

En l'absence de choix, les femelles semblent également parasiter davantage les pontes d'*A. cognata* que celles de *G. semipunctata* (88,40 œufs contre 52,20 œufs).

IV. — Discussion et conclusions

Il ressort de l'étude précédente que l'hôte aux dépens duquel s'est effectué le développement préimaginal et l'hôte parasité peuvent avoir un impact direct sur la fécondité des *Ooencyrtus*.

Dans le premier cas nous avons constaté que des femelles issues d'œufs de *S. lynceum* avaient un pouvoir reproducteur supérieur à celui des femelles issues d'œufs d'*A. cognata*. Une telle influence de l'hôte d'origine sur le potentiel reproducteur des femelles a été également mise en évidence par Smith et Pimentel (1969) sur *Nasonia vitripennis* Walker (Hym. Pteromalidae). Ces deux auteurs obtiennent en effet un nombre de descendants plus élevé avec des femelles provenant de pupes de *Phaenicia sericata* Meigen qu'avec des femelles issues de pupes de *Musca domestica* L.

Deux types de facteurs peuvent être à l'origine des différences de fécondité observées : la taille de l'hôte et ses qualités nutritives.

Le facteur taille est susceptible d'influer sur la quantité de réserves accumulées durant les stades larvaires. L'importance de ces réserves est surtout importante dans le cas des espèces autogènes pour lesquelles la capacité reproductrice est essentiellement fonction des conditions de vie larvaire.

L'aspect qualitatif des réserves peut également intervenir. C'est ainsi que Smith (1957), utilisant la cochenille *Aonidiella aurantii* Mask, a pu constater une variation de la fécondité des adultes du parasite *Comperiella bifasciata* How. (Hym. Encyrtidae) selon la nature de la plante-hôte d'*A. aurantii* ; la plante la plus favorable étant *Yucca filipendula* L.

L'influence de l'hôte parasité sur la fécondité peut résulter soit de sa valeur nutritive soit d'un phénomène d'adaptation à un hôte déterminé.

La valeur nutritive de l'hôte peut intervenir dans le cas des espèces ayant l'habitude de prélever de la nourriture aux dépens de l'hôte. Il en est ainsi pour *Aphelinus*

asychis Walker (Hym. Aphelinidae), parasite de divers pucerons, dont le potentiel de multiplication est significativement plus élevé sur *Schizaphis graminum* Rond que sur *Rhopalosiphum maidis* Fitch d'une part, et plus élevé sur *Rhopalosiphum* que sur *Sipha flava* Forbes d'autre part (Raney et al., 1971). Il en est de même pour *N. vitripennis* dont le nombre de descendants par femelle est plus élevé en présence de pupes de *P. sericata* (441,6) qu'en présence de pupes de *M. domestica* (46,8) (Smith et Pimentel, 1969). Les *Ooencyrtus* pourraient également appartenir à cette catégorie.

L'adaptation à l'hôte a été mise en évidence chez quelques rares espèces. C'est ainsi que Michel (1970) a pu observer une chute brutale de la fécondité d'*A. asychis* lorsque des femelles élevées pendant plusieurs générations consécutives sur un hôte A sont installées sur une colonie-hôte B. Cette perturbation n'est cependant que temporaire car dès la troisième génération entretenue sur l'hôte B, le potentiel reproducteur redevient comparable à celui obtenu à partir de l'hôte A.

La baisse de fécondité enregistrée avec des femelles d'*Ooencyrtus* issues d'un élevage permanent sur *A. cognata* et transférées sur des pontes de *G. semipunctata* releverait du même comportement parasitaire. Le rétablissement de la fécondité initiale semble cependant plus long à réaliser ; il demande douze générations environ dans le cas de *O. fecundus*, alors qu'au bout de ce même délai les femelles de *O. nigerrimus* et de *O. telenomicida* continuent à déposer davantage d'œufs dans les pontes d'*A. cognata*.

L'adaptation à un même hôte d'élevage différent de l'hôte naturel peut avoir de graves répercussions au niveau de l'efficacité d'un traitement biologique dirigé contre cet hôte naturel. Fort heureusement, ce phénomène est loin d'être le cas général pour tous les entomophages. C'est ainsi que Lloyd (1964) n'a remarqué aucune baisse du potentiel reproducteur de *Leptomastix dactylopii* How. (Hym. Encyrtidae) élevé pendant deux années consécutives sur *Phenacoccus solani* Ferris puis remis sur son hôte habituel *Planococcus citri* Risso.

Salt (1945) a également entretenu *Trichogramma evanescens* Westw. sur des œufs de *Sitotroga* et d'*Ephestia* durant respectivement soixante-trois et quarante-trois générations sans avoir pu engendrer de races biologiques. Simmonds (1944) rapporte de son côté que l'élevage de *Chelonus tescanus* Cress. sur des œufs d'*Ephestia* n'affecte pas les potentialités reproductrices de ce parasite une fois mis en présence de son hôte naturel *Loxostege sticticalis* L.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

The influence of the host on fecundity of three Ooencyrtus species, oophagous parasites of wheat bugs

The influence of the host on the reproductive potential of its entomophagous parasites, has been studied for three oophagous *Ooencyrtus* : *O. fecundus* Ferr. and Voeg., *O. nigerrimus* Ferr. and Voeg., and *O. telenomicida* Vass. It was noticed that fecundity of *Ooencyrtus* females issued from eggs of *Solenostethium lynceum* F. (Het. Pentatomidae) was higher than that of females issued from eggs of *Aelia cognata* Fieb (Het. Pentatomidae). On the other hand the average fecundity of the *Ooencyrtus* appeared to be in relation with the nature of parasitized host. Adaptation to rearing host (A) other than the natural host (B) seemed to happen after a certain number of generations on the rearing host (A).

Références bibliographiques

- LLOYD D. C., 1964. The effect of rearing in an unnatural host on the oviposition response of *Leptomastix dactylopii* How. (Hym. Encyrtidae). *CIBC, Techn. Bull.* n° 4, 113-120.
- MICHEL M. F., 1970. L'adaptation d'*Aphelinus asychis* Walker (Hym. Aphelinidae) à certains de ses hôtes naturels (Hom. Aphididae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **271**, 2339-2341.
- RANEY H. G., COLES L. W., EIKENBARY R. D., MORRISON R. D., STARKS K. J., 1971. Host preference, longevity, developmental period and sex ratio of *Aphelinus asychis* with three sorghum-fed species of Aphids held at controlled temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **64**, 169-176.
- SALT G., 1935. Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. *Proc. Roy. Soc. B.*, **117**, 413-435.
- SIMMONDS F. J., 1944. The propagation of insect parasites on unnatural hosts. *Bull. Entomol. Res.*, **35**, 219-226.
- SMITH M. J., 1957. Effects of the food plant of California red scale, *Aonidiella aurantii* Mask. on reproduction of its Hymenopterous parasites. *Can. Entomol.*, **89**, 219-230.
- SMITH G. J. C., PIMENTEL D., 1969. The effect of two host species on the longevity and fertility of *Nasonia vitripennis* Walker. *Ann. Ent. Soc. America*, **62** (2), 305-308.
-

Influence de la densité numérique de l'hôte sur la fécondité de trois *Ooencyrtus* (Hym. Encyrtidae), parasites oophages des Punaises des Blés

M. LARAICHI

Ecole Nationale d'Agriculture
Meknes (Maroc)

Résumé

L'influence de la densité numérique des œufs d'*Aelia cognata* Fieb (Het. Pentatomidae) sur l'activité reproductrice de leurs parasites a été étudiée dans le cas des trois Encyrtides : *Ooencyrtus fecundus* Ferr. et Voeg., *O. nigerrimus* Ferr. et Voeg. et *O. telenomicida* Vass. Il s'avère que la ponte des parasites ne subit aucune réduction significative lorsque le nombre d'œufs d'*Aelia* dont dispose quotidiennement chaque femelle passe de vingt-quatre à un. La diminution de la densité numérique de l'hôte s'accompagne cependant d'une augmentation du superparasitisme.

I. — Introduction

L'influence de la densité de l'hôte sur le potentiel reproducteur de ses parasites a fait l'objet de nombreux travaux (Flanders, 1935 ; Lloyd, 1938 ; Skoblo, 1940 ; Varley, 1941 ; De Bach et Smith, 1941, 1947 ; Ulyett, 1945, 1949, 1950 ; Burnett, 1951, 1954, 1958a, 1958b ; Subba Rao et Kumar, 1960 ; Labeyrie, 1960 ; Broussal, 1966). Certains de ces travaux ont abouti à l'établissement de véritables modèles mathématiques permettant, notamment en matière d'élevage des entomophages, de déterminer les conditions optimales à l'obtention du maximum de descendants.

Dans la présente note, nous étudions l'action de la densité numérique des œufs d'*Aelia cognata* Fieb (Het. Pentatomidae) sur l'activité reproductrice des trois parasites oophages : *Ooencyrtus fecundus* Ferr. et Voeg., *O. nigerrimus* Ferr. et Voeg. et *O. telenomicida* Vass.

II. — Protocoles et résultats

Nous avons utilisé vingt-cinq femelles nouveau-nées d'*Ooencyrtus* que nous avons réparties en cinq lots maintenus dans des conditions abiotiques identiques ($t = 30^{\circ}$ et HR = 60 p. 100) et ne différant que par le nombre d'œufs d'*Aelia* dont dispose quotidiennement chaque femelle.

Lot I : vingt-quatre œufs par femelle et par jour ;

Lot II : douze œufs par femelle et par jour ;

Lot III : six œufs par femelle et par jour ;

Lot IV : trois œufs par femelle et par jour ;

Lot V : un œuf par femelle et par jour.

L'étude de la ponte journalière de chaque femelle a été effectuée par dissection des œufs de Punaises dans du Ringer. Le tableau 1 indique les fécondités totales, après transformation logarithmique.

TABLEAU 1

Influence sur la fécondité des Ooencyrtus du nombre d'œufs d'Aelia par femelle et par jour

Espèces	Femelles Lots	1	2	3	4	5	Total	Moy.	Var.
<i>O. fecundus</i>	I	2,000	2,037	2,072	2,130	2,212	10,452	2,090	0,007
	II	1,968	2,013	2,064	2,097	2,272	10,414	2,083	0,013
	III	2,033	2,093	2,130	2,152	2,212	10,622	2,124	0,004
	IV	2,017	2,100	2,117	2,201	2,243	10,679	2,136	0,008
	V	1,959	1,996	2,029	2,053	2,124	10,161	2,032	0,004
<i>O. nigerrimus</i>	I	2,045	2,075	2,083	2,097	2,149	10,450	2,090	0,001
	II	1,991	2,057	2,086	2,130	2,137	10,401	2,080	0,003
	III	1,987	2,114	2,140	2,267	2,272	10,779	2,156	0,014
	IV	2,127	2,133	2,238	2,279	2,384	11,161	2,232	0,011
	V	1,954	2,021	2,064	2,217	2,281	10,538	2,108	0,018
<i>O. telenomicida</i>	I	1,892	1,934	2,021	2,033	2,146	10,027	2,005	0,010
	II	1,898	1,929	1,991	2,025	2,140	9,983	1,997	0,009
	III	2,025	2,053	2,107	2,117	2,204	10,507	2,101	0,005
	IV	1,924	1,973	2,057	2,117	2,127	10,199	2,040	0,008
	V	1,845	1,892	1,929	2,097	2,104	9,867	1,973	0,014

I = 24 œufs ; II = 12 œufs ; III = 6 œufs ; IV = 3 œufs ; V = 1 œuf.

Les cinq lots de *O. fecundus* ont déposé en moyenne et par femelle, respectivement 124,82 œufs ; 124,80 œufs ; 134,40 œufs ; 139,00 œufs et 108,60 œufs. L'analyse statistique n'indique aucune différence significative entre ces différentes valeurs (F calculé = 1,13 ; F 0,05 = 2,87 pour 4 et 20 d. l. l.).

Pour *O. nigerrimus*, les fécondités moyennes des différents lots ont été les suivantes : 123,40 œufs (lot I), 121,20 œufs (lot II), 147,40 œufs (lot III), 175,00 œufs (lot IV) et 133,40 œufs (lots V). Les valeurs ainsi obtenues ne diffèrent pas significativement au seuil 5 p. 100 (F calculé = 1,98 ; F 0,05 = 2,87 pour 4 et 20 d. l. l.).

Aucune différence significative ne s'observe entre les fécondités moyennes des cinq lots de *O. telenomicida* (F calculé = 1,35 ; F 0,05 = 2,87 pour 4 et 20 d. l. l.), ces fécondités étant respectivement de 103,40 œufs, 101,20 œufs, 127,60 œufs, 111,40 œufs et 97,00 œufs.

III. — Discussion

Pour les trois espèces d'*Ooencyrtus* étudiées, la ponte des femelles ne subit donc aucune réduction significative lorsque la densité de l'hôte diminue. En d'autres termes,

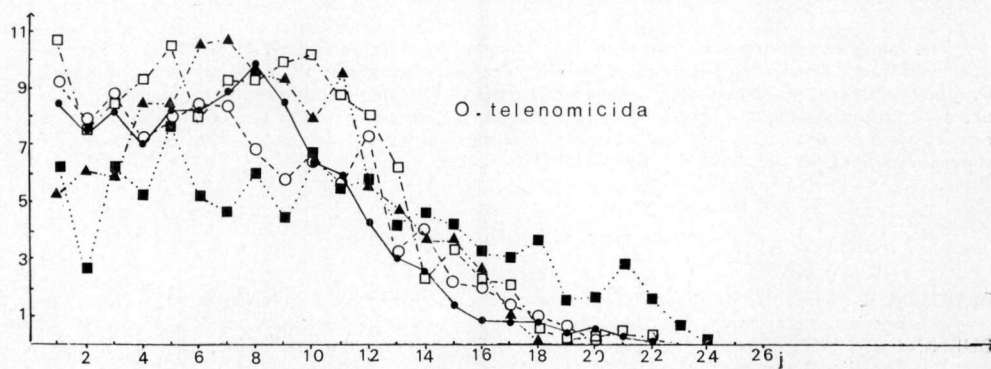
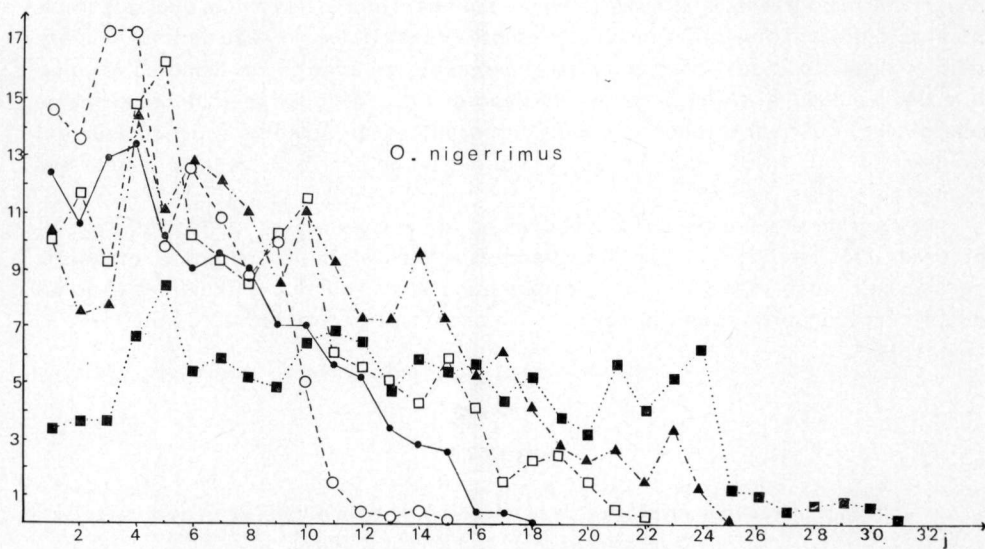
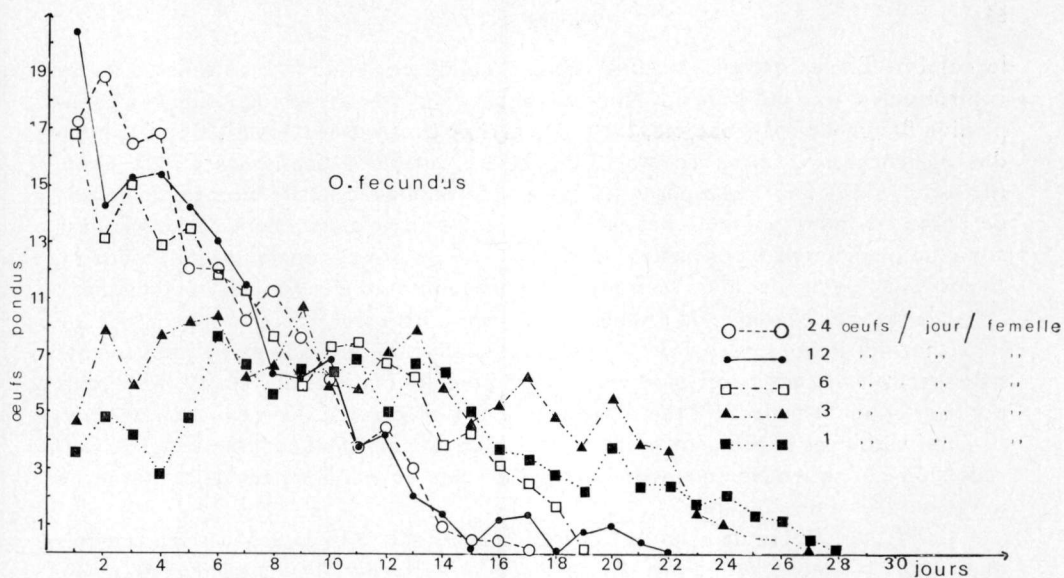


FIG. 1. — Influence de la densité relative de l'hôte sur la fécondité des *Ooencyrtus*.

le nombre d'hôtes n'exerce aucune action stimulatrice sur la fécondité des femelles contrairement à ce qui a été mis en évidence pour d'autres espèces telles que l'Ichneu-monide *Diadromus* sp. (Labeyrie, 1960), l'Encyrtide *O. kuwanae* (Lloyd, 1938), l'Aphidiidae *Aphidius rapae* Curt (Broussal, 1966) et le Charipidae *Charips ancyllocera* Cam. (Broussal, 1966). Pour ces espèces, la baisse de fécondité enregistrée lorsque la densité de l'hôte est faible pourrait être le résultat soit d'un ralentissement de l'ovogenèse soit d'un phénomène d'oosorption. Certaines espèces pro-ovogéniques ont cependant la possibilité de stocker leurs œufs mûrs et de réduire ainsi leurs pontes quotidiennes ; tel est le cas, par exemple, de l'Aphidiidae *A. rapae* (Broussal, 1966).

Chez nos trois espèces d'*Ooencyrtus*, la possibilité de stockage existe mais semble assez restreinte. La figure 1 indique, en effet, pour les femelles des lots IV (trois œufs par jour et par femelle) et V (un œuf par jour et par femelle) une réduction de l'oviposition durant les 10 premiers jours de ponte par rapport aux femelles des autres lots, réduction qui se trouve cependant compensée par un allongement de la durée de ponte de près d'une semaine.

Ce résultat diffère de celui de Broussal concernant les deux espèces synovogéniques *Asaphes vulgaris* Wlk (Hym. Pteromalidae) et *Pachyneuron minutissimum* Fo (Hym. Pteromalidae) pour lesquelles l'oviposition se maintient au même rythme quel que soit le nombre d'hôtes. Toutefois, dans un cas comme dans l'autre, la réduction du nombre d'hôtes disponibles se traduit par des phénomènes de superparasitisme. C'est ainsi que des femelles de *O. fecundus* ont pu déposer jusqu'à douze œufs dans un même œuf d'*Aelia*. Ce chiffre donne une idée du gaspillage du potentiel reproducteur qui peut en résulter si l'on considère qu'un œuf d'*Aelia* ne permet le développement que d'une seule larve parasite.

Nos résultats expérimentaux sont donc en contradiction avec la théorie physiologique de Flanders (1942) selon laquelle chaque parasite limite sa ponte lorsque la densité de l'hôte est faible, l'excès d'œufs mûrs étant soit stocké dans des organes adaptés à cette fonction soit résorbé si aucun organe ne permet son accumulation.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Influence of host numerical density on fecundity of three Ooencyrtus species, oophagous parasites of the wheat bugs

The influence of numerical density of *Aelia cognata* Fieb (Het. Pentatomidae) on the reproductive activity of their parasites has been studied on the three *Ooencyrtus* species : *O. fecundus* Ferr. and Voeg., *O. nigerimus* Ferr. and Voeg., et *O. telenomicida* Vass. It has been established that parasite layings are not reduced significantly when the daily available number of *Aelia* eggs decreases twenty-four to one. However, the decrease of host numerical density is always accompanied by an increase of superparasitism.

Références bibliographiques

- BROUSSAL G., 1966. *Etude d'un complexe parasitaire : les Hyménoptères parasites et hyperparasites de Brevicoryne brassicae* (Hom. Aphididae). Thèse Docteur Es Sciences Naturelles, Reims, 187 p.
BURNETT T., 1951. Effects of temperature and host density on the rate of increase of an insect parasite. *Amer. Nat.*, **85**, 337-352.

- BURNETT T., 1954. Influences of natural temperatures and controlled host densities on oviposition of an insect parasite. *Physiol. Zool.*, **27**, 239-248.
- BURNETT T., 1958a. Effect of host distribution on the reproduction of *Encarsia formosa* Gahan (Hym. Chalcidoidea). *Can. Entomol.*, **90** (3), 179-191.
- BURNETT T., 1958b. A model of host-parasite interaction. *Proc. 10. Int. Congr. Entomol.* (Montréal, 1956), **2**, 679-686.
- DE BACH P., SMITH S., 1941. The effect of host density on the rate of reproduction of entomophagous parasites. *J. Econ. Entomol.*, **34** (6), 741-745.
- DEBACH P., SMITH S., 1947. Effects of parasite population density on the rate of change of host and parasite populations. *Ecology*, **28**, 290-298.
- FLANDERS S. E., 1935. Effect of host density upon parasitism. *J. econ. Entomol.*, **28**, 898-900.
- FLANDERS S. E., 1942. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **35**, 251-266.
- LABEYRIE V., 1960. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes : influence stimulatrice de l'hôte *Acrolepia assectella* Z. sur la multiplication d'un Hyménoptère Icheumonidae (*Diadromus* sp.). *Entomophaga*, mémoire n° 1, 193 p.
- LLOYD D. C., 1938. A study of some factors governing the choice of hosts and distribution of progeny by the Chalcid *Ooencyrtus kuwanae* Howard. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B.*, **229** (561), 275-322.
- SKOBLO J. S., 1940. The ecology of *Habrobracon brevicornis* and its use as a parasite of the Corn Ear Worm. *Bull. Plant. Prot.*, Moscow, Leningrad, **5**, 67-75.
- SUBBA RAO B. R., KUMAR S. S., 1960. Effect of temperature and host density on the rate of increase of *Bracon brevicornis* Wesm. *Beitr. Entomol.*, **10** (3-4), 872-885.
- ULLYETT G. C., 1945. Distribution of progeny by *Microbracon hebetor* Say. *J. entomol. Soc. South. Africa*, **8**, 123-131.
- ULLYETT G. C., 1949. Distribution of progeny by *Chelonus texanus* Cress. *Can. Entomol.*, **81**, 25-44.
- ULLYETT G. C., 1950. Distribution of progeny by *Cryptus inornatus* Pratt. *Can. Entomol.*, **81**, 285-299.
- VARLEY G. C., 1941. On the search for host and the egg distribution of some chalcid parasites of the knapweed gall fly. *Parasitology*, **33**, 41-66.
-

Influence de la répartition de l'hôte dans le temps sur la fécondité de trois *Ooencyrtus* (Hym. Encyrtidae), parasites oophages des Punaises des Blés

M. LARAICHI

Ecole Nationale d'Agriculture
Meknès (Maroc)

Résumé

L'influence de la répartition de l'hôte dans le temps sur la fécondité de ses entomophages a été étudiée dans le cas de trois parasites oophages des Punaises des Blés : *Ooencyrtus fecundus* Ferr. et Voeg., *O. nigerrimus* Ferr. et Voeg. et *O. telenomicida* Vass. Il s'avère que la diminution du temps de présence de l'hôte de 24 à 8 h par jour ainsi que l'absence d'hôte 1 j sur 2 ou durant les premiers jours de la vie imaginale des femelles ne modifient en rien le potentiel reproducteur des *Ooencyrtus*. Par contre l'absence répétée d'hôte 2 j consécutifs sur 3 provoque une baisse très sensible de la fécondité des parasites.

Parmi les parasites oophages des *Aelia* (Het. *Pentatomidae*) figurent trois Encyrtides du genre *Ooencyrtus* : *O. fecundus* Ferr. et Voeg, *O. nigerrimus* Ferr. et Voeg. et *O. telenomicida* Vass. Ces *Ooencyrtus* sont très actifs en été mais leur évolution n'est pas toujours synchronisée avec celle de l'hôte (Laraichi, 1976). Nous avons donc cherché à mettre en évidence les perturbations possibles de la fécondité des parasites lorsque leur hôte leur fait défaut à certaines époques de leur existence.

Nous avons ainsi examiné successivement l'influence sur la fécondité de la durée de la présence quotidienne de l'hôte, de la présence irrégulière de l'hôte et de la date d'introduction du premier hôte.

A. — Influence de la durée de la présence quotidienne de l'hôte

Dans cet essai, nous avons comparé la fécondité de femelles placées en présence d'une ponte d'*Aelia* pendant 24 h à celle de femelles ne disposant de leur hôte que 8h seulement par jour.

Les résultats sont consignés dans le tableau 1.

Pour les trois espèces étudiées, le test F n'indique aucune différence significative entre les fécondités moyennes des lots A et B. La diminution du temps de présence de l'hôte de 24 à 8 h n'affecte donc nullement le potentiel reproducteur des *Ooencyrtus*.

TABLEAU 1

Fécondité, après transformation logarithmique, de femelles d'*Ooencyrtus* disposant constamment de pontes d'*Aelia* (A) ou pendant 8 h seulement par jour (B)

Espèces		<i>O. fecundus</i>		<i>O. nigerrimus</i>		<i>O. telenomicida</i>	
Lots		A	B	A	B	A	B
Femelles	1	1,973	1,944	1,875	2,029	1,919	1,978
	2	1,982	2,021	1,939	2,029	1,934	2,037
	3	2,009	2,037	1,959	2,075	1,959	2,057
	4	2,064	2,104	2,000	2,090	1,964	2,075
	5	2,068	2,107	2,013	2,114	1,987	2,093
	6	2,093	2,130	2,025	2,120	2,029	2,133
	7	2,120	2,149	2,049	2,158	2,083	2,140
	8	2,127	2,176	1,068	2,173	2,149	2,158
	9	2,146	2,220	2,079	2,193	2,155	2,196
	10	2,155	2,330	2,130	2,233	2,167	2,243
Total		20,739	21,220	20,139	21,216	20,347	21,112
Moyenne		2,074	2,122	2,014	2,122	2,035	2,111
Variance		0,004	0,012	0,005	0,004	0,009	0,006
Test F.		0,853 NS		2,930 NS		2,719 NS	

B. — Influence de la présence irrégulière de l'hôte

Dans l'essai suivant, les parasites n'ont pas disposé de pontes d'*Aelia* tous les jours, mais 1 j sur 2 dans une première série et 1 j sur 3 dans une seconde.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont rassemblés dans le tableau 2.

La comparaison des moyennes par le test de Keuls montre que, pour les trois espèces étudiées, il n'y a pas de différence significative entre la fécondité moyenne des femelles disposant quotidiennement de pontes d'*Aelia* et celle des femelles privées d'hôte 1 j sur 2. La fécondité moyenne de ces mêmes femelles est cependant significativement supérieure à celle des femelles privées d'hôte 2 j sur 3.

C. — Influence de la date d'introduction du premier hôte

Dans les expériences suivantes, réalisées à 25° et 60 p. 100 d'humidité relative, les parasites n'ont été pourvus de pontes d'*Aelia* qu'à partir respectivement du 4^e, du 8^e et du 12^e j de la vie imaginale.

Le tableau 3 indique, après transformation logarithmique, les résultats obtenus.

Pour les trois espèces concernées, le test F n'indique aucune différence significative entre les fécondités moyennes des lots A, B, C et D.

Un retard de 4 à 12 j dans l'introduction de l'hôte, soit un délai de plus du tiers de la longévité moyenne des parasites à 25°, ne modifie donc en rien la fécondité moyenne des *Ooencyrtus*.

TABLEAU 2

Fécondité, après transformation logarithmique, de femelles d'Oöencyrtus disposant quotidiennement de pontes d'Aelia (A) ou privées d'hôte 1 j sur 2 (B) ou 2 j consécutifs sur 3 (C)

Espèces	Lots	O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
		A	B	C	A	B	C	A	B	C
Femelles	1 ...	1,973	2,053	1,806	1,875	2,000	1,832	1,919	1,968	1,832
	2 ...	1,982	2,068	1,819	1,939	2,009	1,886	1,934	1,982	1,863
	3 ...	2,009	2,120	1,845	1,959	2,021	1,903	1,959	2,000	1,886
	4 ...	2,064	2,124	1,875	2,000	2,068	1,919	1,964	2,013	1,934
	5 ...	2,068	2,124	1,875	2,013	2,107	1,929	1,987	2,029	1,949
	6 ...	2,093	2,248	1,908	2,025	2,114	1,964	2,029	2,037	1,968
	7 ...	2,120	2,250	1,949	2,049	2,117	1,964	2,083	2,057	1,996
	8 ...	2,127	2,279	2,049	2,068	2,143	1,968	2,149	2,064	2,021
	9 ...	2,146	2,285	2,072	2,079	2,182	1,996	2,155	2,130	2,033
	10 ...	2,155	2,338	2,161	2,130	2,199	2,004	2,167	2,149	2,053
Total		20,739	21,891	19,361	20,139	20,960	19,367	20,347	20,431	19,538
Moyenne		2,074	2,189	1,936	2,014	2,096	1,937	2,035	2,043	1,954
Variance		0,004	0,010	0,014	0,005	0,005	0,003	0,009	0,003	0,006
Test F		Fc = 11,196 HS			Fc = 15,710 HS			Fc = 6,727 HS		

TABLEAU 3

Fécondité, après transformation logarithmique, de femelles de O. fecundus (1), O. nigerrimus (2) et O. telenomicida (3) pourvues en pontes d'Aelia dès leur naissance (A) ou seulement à partir du 4^e (B), du 8^e (C) et du 12^e (D) j de leur vie imaginale

Espèces	♀ Lots	1	2	3	4	5	6	Moy.	Var.	Test F
1	A	1,845	1,939	2,061	2,107	2,152	2,245	2,058	0,021	Fc = 0,825 NS
	B	1,806	1,819	1,919	1,991	2,137	2,238	1,985	0,030	
	C	1,380	1,398	2,090	2,215	2,225	2,303	1,935	0,183	
	D	0,954	1,204	1,477	2,041	2,334	2,342	1,726	0,356	
2	A	1,819	1,839	1,963	2,049	2,093	2,179	1,991	0,020	Fc = 1,485 NS
	B	1,544	1,845	1,919	2,072	2,079	2,117	1,929	0,048	
	C	1,531	1,643	1,869	1,881	1,978	2,100	1,834	0,044	
	D	0,778	1,477	1,778	1,959	1,982	1,986	1,660	0,225	
3	A	1,322	1,832	1,987	2,025	2,053	2,230	1,909	0,098	Fc = 1,001 NS
	B	1,613	1,875	1,959	1,973	2,009	2,133	1,927	0,031	
	C	1,301	1,763	1,832	1,851	1,857	1,954	1,760	0,054	
	D	1,580	1,653	1,792	1,799	1,857	1,886	1,761	0,014	

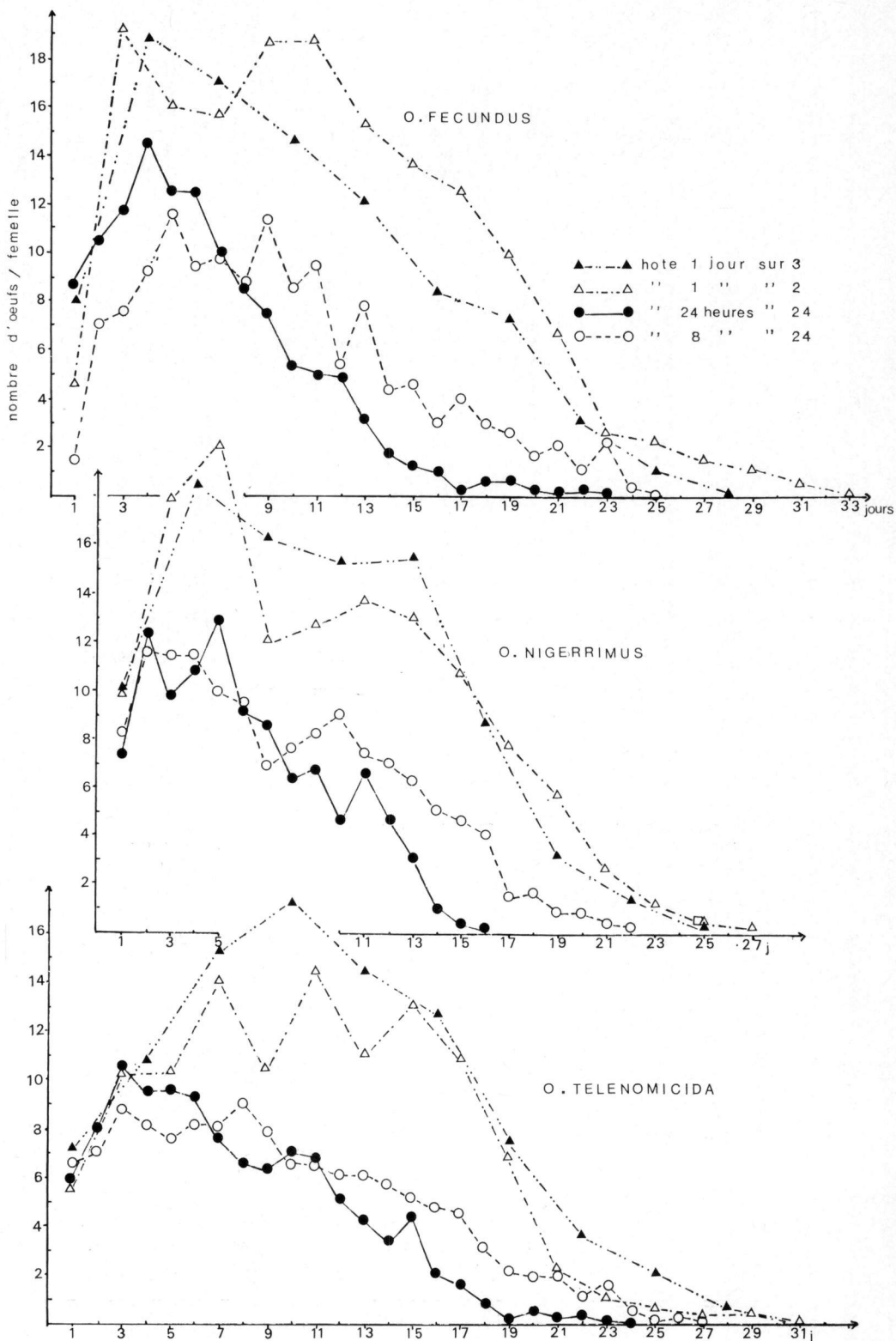


FIG. 1. — Influence de la répartition de l'hôte dans le temps sur la fécondité des *Ooencyrtus*.

Un second essai réalisé avec trois lots de dix femelles chacun, mais en présence de l'hôte à partir respectivement du 2^e, 5^e et 10^e j de la vie imaginale a permis de confirmer les résultats précédents.

D. — Discussion et conclusions

Les différentes expériences que nous venons d'analyser permettent de tirer les conclusions suivantes :

1) La diminution du temps de présence de l'hôte de 24 à 8 h par jour ne donne lieu à aucune baisse de fécondité. Les graphiques de la figure 1 indiquent cependant un déficit de ponte durant la première semaine (période d'intense activité ovarienne pour les témoins), ce qui laisserait supposer l'existence d'un débit horaire maximum. Le déficit en question se trouve compensé durant les 2 semaines suivantes par une ponte supérieure à celle des témoins.

2) L'absence d'hôte 1 j sur 2 ne modifie également pas le potentiel reproducteur des *Ooencyrtus*. L'examen des graphiques de la figure 1 montre que la ponte se maintient à un niveau supérieur à celui des femelles disposant quotidiennement d'œufs d'*Aelia*. On pourrait donc penser à un fonctionnement ovarien continu avec rétention des œufs formés en l'absence de l'hôte. Dans ces conditions, la production d'œufs les jours de présence de l'hôte devrait être égale au nombre d'œufs formés la veille ajouté à celui de la ponte de la journée. Les taux de ponte théoriques (TPT) comparés aux taux de ponte réels (TPR) font apparaître cependant quelques différences (tabl. 4).

TABLEAU 4

Comparaison des taux de ponte théoriques (TPT) et réels (TPR)
de femelles d'*Ooencyrtus* privées d'hôte 1 j sur 2

Espèces	<i>O. fecundus</i>		<i>O. nigerrimus</i>		<i>O. telenomicida</i>	
	Taux		Taux		Taux	
Jours	TPT	TPR	TPT	TPR	TPT	TPR
3 ^e j	22,3	19,2	22,2	17,9	18,7	10,4
5 ^e j	26,9	16,0	23,9	19,9	19,3	10,3
7 ^e j	22,3	15,7	17,6	12,0	17,1	14,0
9 ^e j	15,8	18,6	13,2	12,6	13,1	10,4
11 ^e j	10,5	18,6	11,3	13,7	13,9	14,4
13 ^e j	8,3	15,3	7,7	12,9	9,5	11,1
15 ^e j	3,0	13,6	1,4	10,6	7,9	13,1
17 ^e j	1,2	12,5	—	7,6	3,6	10,8
19 ^e j	1,4	9,9	—	5,6	1,0	6,9

Durant les 2 premiers jours, le taux de ponte réel est inférieur au taux de ponte théorique ; il en résulte un déficit de ponte par rapport aux femelles témoins, déficit qui se trouve progressivement comblé à partir du 11^e j de la vie imaginale.

Ces résultats tendraient à prouver que la capacité de stockage des œufs mûrs dans les ovaires est limitée chez les *Ooencyrtus* ; on pourrait cependant attribuer le déficit de ponte enregistré durant les 10 premiers jours à l'existence d'un nombre

maximum d'ovipositions pouvant être effectué par le parasite dans une journée. Le rythme de ponte d'un parasite ne peut en effet s'amplifier au-delà d'une certaine limite comme l'ont montré Timbergen et Klomp (1960), même s'il dispose d'un stock d'œufs important.

3) La ponte des femelles (A) privées d'hôte 2 j sur 3 est significativement inférieure à celle des femelles (B) qui en sont pourvues quotidiennement.

La figure 1 permet encore de constater que le niveau de ponte des femelles A est constamment supérieur à celui des femelles B.

Les taux de ponte réels (TPR) comparés aux taux de ponte théoriques (TPT) sont les suivants (tabl. 5).

TABLEAU 5

Comparaison des taux de ponte théorique (TPT) et réels (TPR)
de femelles d'*Ooencyrtus* privées d'hôte 2 j sur 3

Espèces	<i>O. fecundus</i>		<i>O. nigerrimus</i>		<i>O. telenomicida</i>	
	Taux		Taux		Taux	
Jours	TPT	TPR	TPT	TPR	TPT	TPR
4 ^e j	36,8	18,9	33,1	18,4	28,3	10,8
8 ^e j	34,7	16,9	30,6	16,2	26,8	15,2
12 ^e j	21,2	14,3	17,9	15,2	20,2	17,4
16 ^e j	13,4	12,0	14,3	15,3	16,3	14,4
20 ^e j	4,0	8,3	1,4	8,6	9,9	12,6
24 ^e j	1,6	7,3	—	3,0	2,6	7,4
28 ^e j	0,3	3,0	—	1,3	0,8	3,7

L'impossibilité pour les femelles A de dépasser un nombre maximum d'ovipositions par jour engendre, durant les 2 premières semaines de la vie imaginale, un déficit de ponte par rapport aux femelles B, déficit qui ne peut être comblé par la suite en raison d'une part du nombre de jours de ponte insuffisant dont disposent les femelles 1 et d'autre part de la réduction de l'activité de ponte que l'on enregistre généralement avec l'âge.

4) L'absence d'hôte durant les premiers jours de la vie imaginale ne provoque aucune baisse de fécondité. Sur les graphiques de la figure 2, cette absence se traduit par une activité de ponte portée à son paroxysme le 1^{er} j où les femelles sont en contact avec l'hôte. Dès le 2^e j, l'activité de ponte décroît pour atteindre une amplitude normale, la courbe d'oviposition se superposant alors plus ou moins à celle des femelles témoins. On constate, par ailleurs, que dans le cas d'une absence initiale prolongée de l'hôte (12 j), la ponte se poursuit jusqu'à la mort des femelles, alors qu'elle cesse plus précocement lorsque le parasite dispose d'œufs de Punaises durant toute sa vie. Il y aurait donc simplement translation vers la droite de la courbe d'oviposition, le nombre de jours de ponte n'étant pas changé bien que le nombre de jours de présence de l'hôte ait été réduit.

Des dissections effectuées quotidiennement durant les 12 premiers jours de la vie imaginale nous ont révélé la possibilité pour les ovaires de stocker de trois à cinq œufs

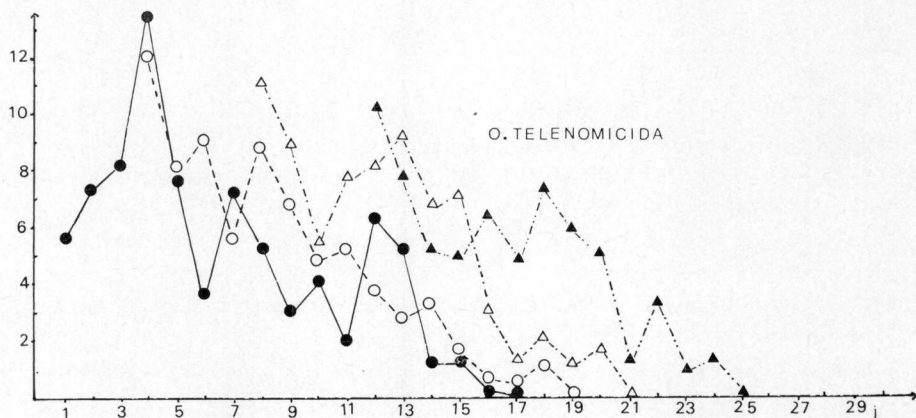
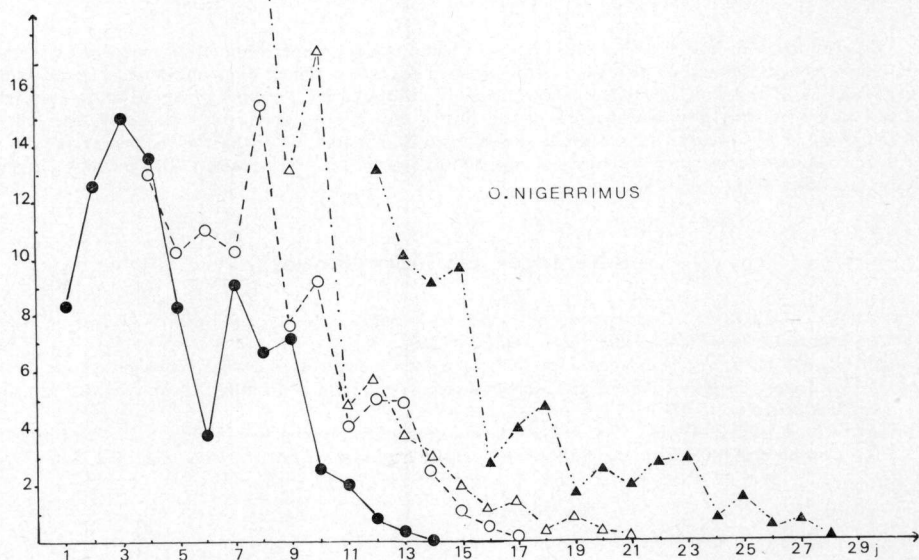
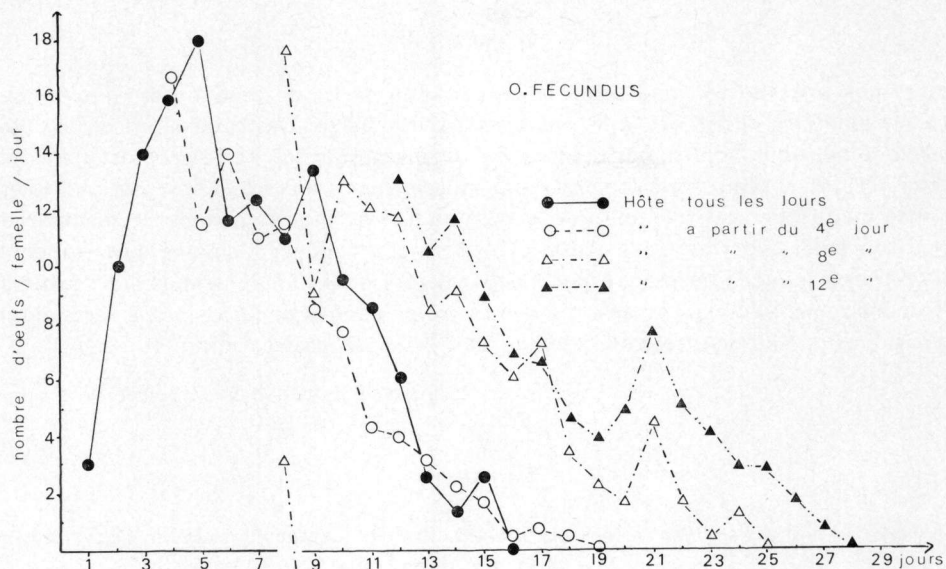


FIG. 2. — Influence de la date d'introduction du premier hôte sur la fécondité des *Ooencyrtus*.

mûrs par ovariole soit une capacité de stockage de trente œufs au maximum. Ce chiffre peut être atteint dès le 5^e j puis reste stationnaire. Des colorations au carmin acétique nous ont montré, par ailleurs, qu'aucune oosorption ne se produisait durant cette période. Il semblerait donc que la présence d'œufs mûrs à la base des ovarioles puisse induire une cessation de l'ovogenèse ou tout au moins un ralentissement de la croissance des ovocytes. Cette constatation permet d'appuyer l'hypothèse de Flanders (1942) selon laquelle certaines espèces peuvent voir le fonctionnement de leurs ovaires temporairement inhibé à la suite d'une absence prolongée de l'hôte, ces espèces étant alors dans un état de « castration temporaire » (Phasic castration).

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Influence of host distribution in time on fecundity of three Ooencyrtus (Hym. Encyrtidae), oophagous parasites of the wheat bugs

The influence of host distribution in time on fecundity of its entomophagous parasites has been studied for three oophagous parasites of the wheat bugs : *O. fecundus* Ferr and Voeg., *O. nigerrimus* Ferr and Voeg., and *O. telenomicida* Vass. It appeared that decrease of time presence of the host from 24 to 8 hours per day and the absence of the host 1 day over 2 or during the early days of the imaginal stage of females, do not affect the reproductive potential of the three *Ooencyrtus*. On the contrary, repeated absence of the host during 2 successive days over 3 caused an appreciable decrease in the fecundity of the parasites.

Références bibliographiques

- FLANDERS S. E., 1942. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **35**, 251-266.
- LARAICHI M., 1976. *Etude biologique et écologique des Ooencyrtus, parasites oophages, en vue de leur utilisation au Maroc dans la lutte intégrée contre les Punaises des Blés*. Thèse Doc. es. Sci., Fac. des Sci., Paris, 389 p.
- TIMBERGEN L., KLOMP H., 1960. The natural control of insects in pine woods. II. Conditions for damping of Nicholson oscillations in parasite host systems. *Arch. Néerl. Zool.*, **13**, 344-379.
-

Etude des dormances intervenant dans le cycle de développement de *Procrustes coriaceus* L. (Coleoptera Carabidae)

J. C. MALAUSA

Station de Zoologie et de Lutte Biologique,
Centre de Recherches d'Antibes, I.N.R.A.,
06602 Antibes

Résumé

L'étude du cycle de développement de *Procrustes coriaceus* L. révèle la présence de deux arrêts obligatoires d'activité. Le premier intervient au stade imaginal en été ; la sortie de cet état est liée à la diminution de la photopériode qui permet la maturation des ovaires et la ponte. Le second, qui s'apparente à une diapause, bloque le développement de la larve au second stade et c'est alors le facteur froid qui doit agir plusieurs mois en hiver pour permettre la reprise du développement et l'obtention de la métamorphose dès le retour à des conditions thermiques favorables (20 °C).

Introduction

Chez les Carabiques à reproduction estivale, la ponte intervient normalement après la naissance de l'imago, dans un délai correspondant à la maturation des gonades ; aucun arrêt d'activité n'intervient entre ces deux étapes du développement chez l'imago (Larsson, 1939).

D'après Jourdheuil et Missonnier (1964), il est rare chez les insectes qu'une espèce monovoltine présente une quiescence estivale liée à l'existence de facteurs défavorables du milieu.

Plusieurs auteurs mettent en évidence chez les Coléoptères Carabiques, des « diapauses » estivales imaginale : c'est le cas de *Nebria brevicollis* F. (Gilbert, 1958), *Leistus ferrugineus* L. (Den Boer, 1958), *Carabus problematicus* Herbst (Van der Drift, 1959) et *Patrobus atrorufus* Stroem (Thiele, 1969).

Dans la nature, l'absence de reproduction de *Procrustes coriaceus* pendant l'été (l'émergence des adultes intervenant au printemps) prouve qu'il existe un arrêt d'activité ovarien. La reproduction qui débute à la fin de l'été donne naissance à des larves qui restent très longtemps au second stade et qui hibernent avant de se nymphoser le printemps suivant.

Nous avons tenté d'élucider les principales caractéristiques écophysiologiques de ces arrêts d'activité intervenant à deux stades du cycle de développement de *P. coriaceus* (chez l'imago et chez les larves).

I. — Matériel et méthodes

Les insectes proviennent soit de prélèvements effectués dans les Alpes Méridionales, aux environs de Digne (Alpes-de-Haute-Provence), et dans la vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes) à l'aide de pièges à fosse du type Barber, soit d'élevages réalisés dans les laboratoires de la Station de Zoologie d'Antibes (I.N.R.A.).

Les méthodes d'élevage décrites dans une précédente note (Malausa, 1977) conviennent parfaitement à cette espèce. Les conditions d'ambiance retenues diffèrent suivant l'expérimentation réalisée et seront définies au fur et à mesure de l'exposé des résultats.

Les observations anatomiques du corps gras et des ovaires sont effectuées sous la loupe binoculaire après dissection dans le liquide physiologique de Ringer.

II. — La diapause estivale de l'Imago

1. — Arrêt de l'activité comportementale

Dans la nature, la cessation d'activité des populations imaginale de *P. coriaceus* s'observe entre le mois de juin, après l'émergence des adultes, et la fin du mois d'août. Cette période de disparition correspond souvent à des conditions climatiques très défavorables, principalement à des périodes de sécheresse plus ou moins prolongées. Outre son effet direct sur l'insecte, cette aridité estivale provoque parallèlement une forte diminution des populations d'escargots qui constituent leurs proies et rend donc nécessaire l'estivation de *P. coriaceus* pour la survie de l'espèce. La réactivation a lieu avec le début des orages de la deuxième quinzaine du mois d'août (Alpes-du-Sud).

Dans nos élevages menés depuis plusieurs générations dans les conditions constantes de 20 °C, 80 p. 100 d'hygrométrie, 16 L/8 D de photopériode et en alimentation continue, les adultes obtenus ne se reproduisent pas et sont capables de demeurer plusieurs mois ainsi. Le comportement de ces individus est identique à celui des adultes de *Chaetocarabus intricatus* L. qui possèdent une diapause hivernale (Malausa, 1977).

2. — Particularités anatomiques

Les observations de *C. intricatus* sont valables également pour cette espèce à dormance de type estival.

L'accumulation de réserves dans le tissu adipeux, peu développé à l'émergence de l'adulte, s'effectue en 35 à 45 j et caractérise la période de pré-diapause.

Les ovaires conservent le même aspect morphologique pendant toute la durée de la diapause. Ils possèdent chacun neuf à onze ovarioles dont la longueur ne dépasse pas 10 mm. Le vitellarium contient deux à trois ovocytes dont le plus âgé (ovocyte I) atteint 0,8 à 1 mm avant de se résorber. La base des ovarioles révèle la présence de corps de résorption pigmentés en jaune. Le phénomène de dégénérescence des ovocytes intervient de la même façon que chez *C. intricatus* par un blocage de la vitellogenèse ; au niveau du germarium, il y a différenciation régulière d'ovocytes mais ceux-ci sont résorbés à partir d'un certain stade d'accroissement dans le vitellarium. Le nom-

bre d'ovocytes dans le vitellarium demeurant le même pendant toute la diapause, leur rythme de dégénérescence est équivalent à celui de leur production par le germarium.

3. — Effets des facteurs externes

Les conditions d'ambiance citées dans le chapitre II.1, normalement favorables à la reproduction, n'empêchent pas la cessation de l'activité et l'inhibition de l'ovogenèse ; donc, ni la sécheresse, ni le manque de nourriture ne sont responsables directement en tant que facteurs inducteurs de cet état de dormance.

Cinq couples issus de la nature et cinq couples d'élevage ont été élevés à partir du mois de juin à une température de 20 °C constante, une hygrométrie de 80 p. 100, en photopériode naturelle (décroissante à partir du mois de juillet) et avec une alimentation régulière. Dans ces conditions, toutes les femelles pondent à partir du mois de septembre, soit 2 mois environ après le solstice d'été. De même, les individus prélevés plus tard à la fin du mois d'août dans la nature et placés dans des conditions de photopériode naturelle débutent leur ponte au mois de septembre.

Les insectes témoins conservés dans les mêmes conditions de température et d'hygrométrie mais en photopériode longue constante de 16 L/8 D ne pondent pas, même dans un délai relativement long de 6 mois. Il existe donc une relation entre la période d'émission des œufs et la diminution de la photopériode.

Réciproquement, cinq couples exposés à une photopériode constante de 16 L/8 D et restés immatures bien après que les pontes aient débuté chez les insectes soumis à une photopériode naturelle, sont placés dans cette dernière photopériode pour tenter de rétablir la ponte. Ce changement de conditions effectué à la mi-septembre provoque, chez toutes les femelles, l'oviposition à partir de la mi-octobre, soit dans le délai assez court d'un mois nécessaire en partie à la maturation des ovaires.

On met ainsi en évidence l'action des photopériodes courtes ou décroissantes sur la levée de diapause des adultes de *P. coriaceus*.

La température de 20 °C constante semble donner de bons résultats sur la ponte et ne pas agir directement en tant que facteur de réactivation.

III. — Hibernation des larves

1. — Mise en évidence d'un ralentissement du développement

Dans les conditions de laboratoire de 20 °C, 80 p. 100 d'hygrométrie et une photopériode constante de 16 L/8 D ou naturelle du mois de septembre, nous avons noté durant 2 années successives, le comportement et la mortalité des trois stades larvaires de *P. coriaceus*. Dans les deux cas :

Les larves du premier stade présentent une faible mortalité (6 p. 100). Ces larves n'ont pas besoin d'un abaissement de température pour poursuivre convenablement leur développement. La durée de stade à 20 °C varie toutefois considérablement de 14 à 40 j selon les individus.

Le comportement des larves du second stade laisse apparaître un ralentissement plus marqué et plus généralisé du développement et une diminution de la prise de

nourriture. A la suite de la première mue, la mortalité dans le délai d'un mois augmente sensiblement (10 p. 100 par rapport aux L 1 mises en élevage).

Trente p. 100 seulement de la descendance passent au troisième stade dans ce délai d'un mois après la première mue et présentent la possibilité de se nymphoser à 20 °C et de donner naissance à des imagos. Dans ces conditions, la durée totale du développement larvaire jusqu'à l'émergence est de 2 à 3 mois.

Le nombre d'imagos obtenus par rapport au nombre total des larves L 1 isolées au départ reste cependant très faible (20 p. 100) ; en effet, la mortalité aux stades prénymphal et nymphal demeure très élevée et d'autre part, tous les adultes issus de ce lot sont chétifs et ne parviennent jamais à se reproduire.

Les autres 70 p. 100 de descendance (les L 2 n'ayant pas encore atteint le troisième stade un mois après la première mue) deviennent incapables de muer et meurent dans les conditions de température de 20 °C. On met ainsi en évidence la présence d'un état diapausant chez ces larves (fig. 1).

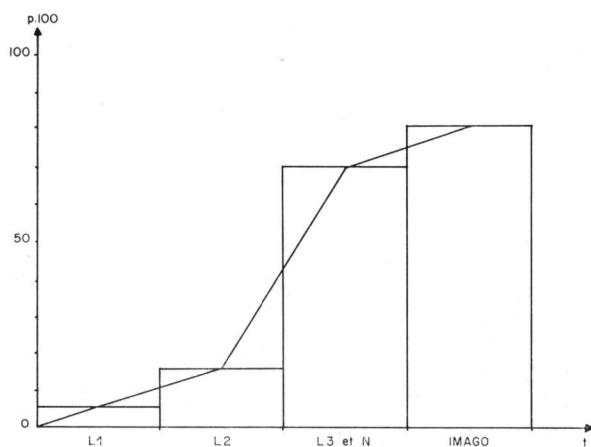


FIG. 1. — Diagramme des pourcentages cumulés de mortalité (par rapport au lot de L1 mis en élevage) des différents stades de développement de *P. coriaceus* élevés à 20 °C.

2. — Effets des facteurs externes

Nous avons expérimenté différentes durées d'exposition à 5 °C (à l'obscurité) sur des séries de vingt larves du deuxième stade de *P. coriaceus* n'ayant pu atteindre le troisième stade 1 mois après la première mue. Elles sont ensuite replacées à des températures favorables à leur activité de l'ordre de 20 °C afin de leur permettre d'achever leur développement et de se nymphoser. Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau 1. Les pourcentages qui y figurent tiennent compte du taux de mortalité d'environ 5 p. 100 enregistré par mois d'exposition à 5 °C.

Le rendement de l'élevage augmente avec la durée d'exposition au froid et il est incontestable que ce facteur produit une stimulation de la reprise de développement à partir du deuxième stade.

Les photopériodes ne semblent pas avoir d'influence sur le développement hivernal de ces larves.

TABLEAU 1

Résultats du développement larvaire de *P. coriaceus*
en fonction du temps d'exposition à 5 °C

Durée d'exposition à 5 °C	Pourcentage de nymphoses obtenues	Pourcentage d'imagos obtenus larves exposées à 5 °C
1 mois	33 p. 100	8 p. 100
2 mois	42 p. 100	33 p. 100
3 mois	42 p. 100	33 p. 100
4 mois	50 p. 100	50 p. 100

Remarquons que l'exposition au froid ne provoque pas d'arrêt complet d'activité. A la température de 5 °C, les larves continuent de s'alimenter, bien sûr plus faiblement. Cette considération vient à l'appui d'observations effectuées dans la nature par plusieurs auteurs ; Sturani (1962) reconnaît aux larves une activité souterraine avec prise de nourriture tout l'hiver.

IV. — Discussions

L'estivation imaginale de *P. coriaceus* s'apparente à une quiescence dont l'élimination semble essentiellement dépendre d'un facteur du milieu, en l'occurrence la photopériode. Ce phénomène se retrouve obligatoirement inscrit dans le rythme des saisons et la réactivation intervient 2 mois environ après le solstice d'été. Chez d'autres coléoptères Carabiques, la photopériode est également le facteur responsable de la levée de « diapause » : c'est le cas de *Patrobus atrorufus* Stroem et *Nebria brevicollis* F., pour qui il faut respectivement 1 mois et 2 mois et demi après le solstice d'été pour obtenir la ponte (Thiele, 1969). Par contre, chez cette dernière espèce, une diminution des températures est nécessaire conjointement à la diminution de la photopériode pour lever la diapause. Ce n'est pas le cas pour *P. coriaceus*.

Une estivation du même type a également été mise en évidence dans d'autres groupes d'insectes et en particulier chez les Lépidoptères du genre *Noctua* : *N. pronuba* (Novak et Spitzer, 1975).

Thiele (1969) propose de séparer, chez les Carabiques, ce type de développement avec estivation, des deux autres types fondamentaux de Larsson (1939) ; en effet, sa classification ne met pas en évidence une quelconque dormance chez les adultes des Carabiques d'été, avant la reproduction. Il ne s'agit en réalité que d'une variation du « Type d'été » de Larsson car la période de reproduction sur laquelle est basée cette classification ne s'en trouve pas modifiée ; il en serait tout autrement si celle-ci était basée sur les différents types de dormance rencontrés comme l'a fait Hurka (1973). Cet auteur a distingué trois types de développement indépendamment de la période de reproduction :

Type I : Développement larvaire sans diapause, celle-ci intervenant chez l'adulte.

Type II : Développement larvaire avec diapause, avec ou sans diapause chez l'adulte.

Type III : Développement sans diapause quel que soit le stade, les basses températures ayant éventuellement une action sur le développement larvaire.

Cette classification est bien mieux adaptée à situer les espèces étudiées sous l'angle des diapauses affectant leur cycle. *P. coriaceus* appartient au type II.

Le ralentissement du développement larvaire intervient quant à lui au deuxième stade. D'après Thiele (1969), le froid est nécessaire dès le premier stade chez *Nebria brevicollis* et il observe 100 p. 100 de mortalité chez les L1 soumises à une température constante de 20 °C. Chez *Patrobis atrorufus*, le froid n'est nécessaire qu'au troisième stade selon le même auteur. *Platysma vulgare* L. au contraire ne semble présenter qu'une simple quiescence en hiver et n'a aucun arrêt d'activité en élevage à 20 °C (Cornic, 1970). Des blocages du développement, chez les larves hivernantes se rencontrent également chez d'autres insectes et représentent des systèmes de sécurité pour la survie de l'espèce, en particulier pour que les stades fragiles n'aient pas à supporter des conditions très défavorables. Chez *P. coriaceus*, la diapause enregistrée chez les larves ralentit le développement tant que la température reste élevée (20 °C) et évite ainsi la nymphose avant l'hiver. Le froid est nécessaire pour provoquer la métamorphose dès le retour à des conditions de températures favorables. De même, *Oscinella frit* ne se nymphose pas tant que la larve n'a pas subi d'exposition momentanée à une température de 13 °C (Le Berre, 1959). Il en est de même pour *Psylliodes chrysocephala* dont les larves continuent de s'accroître à des températures voisines de 0 °C, la nymphose n'intervenant qu'à une température voisine ou supérieure à 10 °C (Bonnemaison et Jourdheuil, 1954).

V. — Conclusions

L'étude des caractéristiques bio-écologiques, en particulier de la diapause chez les coléoptères Carabiques, laisse apparaître une grande diversité des phénomènes de dormance intervenant dans leur cycle de développement ; *P. coriaceus* présente la particularité d'avoir successivement deux arrêts de développement dans le même cycle.

L'estivation de l'imago est à rapprocher d'une quiescence photopériodique bien que ce dernier facteur lui implique un caractère obligatoire dans le cycle annuel des saisons.

Quant aux arrêts de développement larvaire en hiver, nous avons constaté que l'activité comportementale et alimentaire bien que ralentie n'est pas totalement absente. Ce phénomène est à rapprocher d'une diapause qui s'intensifie et se généralise à l'ensemble d'une population de larves au fur et à mesure de sa croissance. Des études futures permettront de déterminer l'effet de plusieurs températures sur l'intensité de la diapause dans une population larvaire de *P. coriaceus*.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Study of diapauses on life cycle of Procrustes coriaceus L. (Coleoptera Carabidae)

The life cycle of *Procrustes coriaceus* L. (Coleoptera Carabidae) presents two dormancies : the estivation quiescence of the adults is dependent upon the photoperiod which prevents ovarian maturation.

The larval populations present a true diapause during winter. They need cold in second instar for their development. Metamorphosis demands higher temperatures (20 °C) after action of low temperatures.

Références bibliographiques

- BOER P. J. DEN, 1958. De loopkevers van Meijndel. II. Activiteits perioden in 1953. *De Levende Natuur*, **61**, 88-95.
- BONNEMAISON L., JOURDHEUIL P., 1954. L'Altise d'hiver du colza (*Psylliodes chrysocephala* L.) *Ann. Epiphyties*, **5**, 345-524.
- CORNIC J. F., 1970. *Etude préliminaire des Carabiques d'un verger de pommiers de la région parisienne*. Thèse de Doctorat Spécialité. Université de Paris, 62 p.
- DRIFT J. VAN DER, 1959. Field studies on the surface fauna of forests. *Bijdr. Dierkde*, **29**, 79-103.
- GILBERT O., 1958. The life history patterns of *Nebria degenerata* Schaufuss and *N. brevicollis* Fabricius (*Col. Car.*). *J. Soc. Brit. Entomol.*, **6**, 11-14.
- HURKA K., 1973. Reproduction and development in the central European species of *Carabus* and *Procerus* (*Col. Car.*). *Stud. CSAV.*, n° 9, 1-78.
- JOURDHEUIL P., MISSONNIER J., 1964. Remarques sur quelques phénomènes de régulation du cycle saisonnier des insectes. *Rev. Génér. Sc.*, **71**, 25-37.
- LARSSON S. G., 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. *Entomol. Meddelels*, **20**, 273-530.
- LE BERRE J. R., 1959. Hivernation et zéro de développement chez l'Oscmie *Oscinella Frit* L. (*Dipt. Chloropidae*). In : *The Ontogeny of insects* Prague 270-276.
- MALAUSA J. C. (1977). L'élevage des Coléoptères *Carabidae* dans la perspective d'une multiplication de masse. *Ann. Zoo. Ecol. Anim.*, **9** (3), 497-505.
- MALAUSA J. C. (1977). Etude écophysiologique de la diapause hivernale chez les adultes de *Chaetocarabus intricatus* L. (*Col. Car.*). *Ann. Zoo. Ecol. Anim.*, **9**, 637-647.
- NOVAK I., SPITZER K., 1975. Adult dormancy in some species of the genus *Noctua* (*Lepidoptera Noctuidae*) in Central Europe. *Acta Ent. bohemoslov.*, **72**, 215-221.
- STURANI M., 1962. Osservazioni e ricerche biologiche sul genere *Carabus* L. (*sensu lato*). *Mem. Soc. Entomol. Ital.*, **41**, 85-202.
- THIELE H. U., 1969. The control of larval hibernation and of adult aestivation in the carabid beetles *Nebria brevicollis* F. and *Patrobus atrorufus* Stroem. *Oecologia (Berl.)*, **2**, 347-361.

L'activité osidasique des enzymes digestifs de *Schistocerca gregaria* Forsk. Données quantitatives nouvelles

G. STREBLER

I.N.A. Paris-Grignon,
16, rue Claude-Bernard,
75231 Paris Cedex 05

Résumé

Schistocerca gregaria Forsk dispose d'un large éventail d'osidases (absents cellulase et inulinase). Parmi ces enzymes :

- Certains entrent en jeu rapidement et ont une activité forte (invertase, amylase).
- D'autres, de premier relai, agissent plus lentement et partiellement.
- Une dernière catégorie ne libère des oses qu'en cas de rétention alimentaire longue.

Il en résulte un bilan de monosaccharides libérés variable selon le temps de digestion.

- Un transit normal court libère surtout des α -glucoses, des β -fructoses, des α -galactoses.
- Un transit long augmente fortement les proportions de β -glucoses, de β -galactoses, de β -xyloses.

On peut en déduire des incidences sur la physiologie de l'Insecte.

Introduction

L'évolution des méthodes biochimiques a permis depuis quelques décades, l'identification et l'étude de l'activité des enzymes digestives. Il existe actuellement de nombreux travaux concernant les osidases digestives d'Insectes xylophages variés (Chararas, 1963 ; Chararas *et al.*, 1963, 1973 ; Courtois *et al.*, 1961, 1964a, b, c, 1965 ; Debris, 1964 ; Taktak, 1975 ; Thullier, 1966). Mais les Insectes ravageurs des plantes cultivées n'ont encore fait l'objet que d'études isolées. Il faut signaler cependant pour les Acridiens (Orthoptères) les travaux de Droste et Zebe (1974), de Khan (1963a, b, 1964), surtout de Morgan (1973, 1975a, b, c, d) sur *Locusta migratoria* L. et de Evans et Payne (1960, 1963, 1964), Payne *et al.* (1974) sur *Schistocerca gregaria* Forsk.

Ces déterminations des activités osidasiques digestives sont basées essentiellement sur des études qualitatives ; les résultats, surtout au niveau des enzymes actifs sur les polysaccharides, sont souvent peu sûrs ou divergents (Morgan, 1975c). La question de la détermination de la présence ou de l'absence d'une osidase bute entre autres sur deux problèmes :

1) La recherche de base d'enzymes digestifs est effectuée sur un substrat glucidique et un produit commercial connu avec précision : si c'est le cas pour les oligosaccharides cela ne l'est pas toujours pour les hétérosides ni surtout pour les polysaccharides qui devront être définis avec précision du point de vue moléculaire, pour leur taux d'hydrolyse dans des conditions standard ainsi que pour les éléments libérés. Les osidases n'agissent en effet pas seulement en fonction de leur potentiel propre, mais aussi en fonction de la structure du substrat.

Les substrats glucidiques complexes standards utilisés pourront par ailleurs être assez différents de ceux digérés normalement par les organismes étudiés (pectine, cellulose par exemple). Pour notre part nous avons utilisé des substrats dont la structure a été définie avec précision lors des congrès internationaux de Berlin et de Grenoble (Courtois et Chararas, 1964, 1965).

2) Si l'usage d'une durée brève d'incubation et la détermination de la vitesse initiale des réactions ont des avantages, ils ne sauraient rendre compte de l'ensemble du phénomène. Pour des substrats polysaccharidiques complexes à chaînes longues, ramifiées et fortement polymérisées, la mise en action pourra être difficile et lente et le taux d'hydrolyse réduit, même pour des temps d'incubation longs. Des polysaccharides, tels le xylane, la lichenine, la carboxyméthylcellulose ne donnent aucun résultat au cours d'incubations courtes.

Par ailleurs, une dynamique de la digestion comportant une évaluation en un temps court, mais aussi des résultats pour des incubations plus longues, permet d'aborder des aspects nouveaux, compte tenu de ce que toutes les précautions de stérilité sont prises pour éviter des interférences enzymatiques extérieures aux extraits mis à l'essai. Il faut cependant être conscient de la possibilité du développement dans le temps d'interférences telles que les variations de composition du substrat, des inductions ou des inhibitions par l'évolution des substances contenues dans le milieu réactionnel ou encore les phénomènes d'absorption intestinale.

Il convient donc de préciser que l'interprétation des résultats expérimentaux obtenus *in vitro* en des temps d'incubation longs et leur transposition aux processus réels de la digestion ne seront possibles qu'avec prudence et lorsque de nombreux résultats se recoupent. Lors du calcul du pourcentage d'hydrolyse nous tiendrons compte notamment de l'évolution du pouvoir réducteur de la solution enzymatique en présence du tampon sans substrat.

Matériel et techniques expérimentales

— Des conditions strictes d'élevage de *Schistocerca gregaria* Forsk. (pour l'essentiel élevage à 30 °C, photopériode-scotopériode 12 h/12 h, alimentation par des plantules de Blé, complémentée de son) ont permis l'obtention de lots homogènes d'Insectes :

lot 11 : Insectes de l'élevage standard

lot 13 : Insectes du même élevage, à jeun depuis 48 h lors de la dissection

lot 15 : Insectes traités aux antibiotiques.

— A partir des tubes digestifs des larves au cinquième stade ont été préparés, après broyage et centrifugation (15 000 tours minute, soit 28 500 g pendant 15 mn),

les extraits enzymatiques. Ces extraits sont des solutions à 1/10 dans du liquide physiologique.

— L'activité osidasique est déterminée en faisant agir en premier lieu les extraits enzymatiques sur divers substrats osidiques, utilisés à M/20, selon la méthode quantitative précise mise au point et décrite par Chararas *et al.* (1963) et Courtois *et al.* (1965), méthode présentant tous les contrôles et précautions d'aseptie nécessaires. Il est ajouté notamment dans chaque tube à hémolyse deux gouttes de toluène (soit environ 3 μ l) ; par rapport aux témoins aucune prolifération microbienne (Bactéries et Levures) n'a été décelée. Ces incubations se font à 37 °C, température de référence pour de nombreux travaux d'enzymatique digestive, et en présence d'un tampon à pH 5,2 pH optimum pour la majorité des substrats utilisés (Thullier, 1966 ; Streblor, 1977). Les durées courtes d'incubation sont toujours choisies selon la nature du substrat et de l'efficacité de l'enzyme, de façon à ne pas s'approcher de 100 p. 100 d'hydrolyse. Dans chaque cas au moins deux durées d'incubation plus longues permettent d'avoir une idée de l'évolution de l'hydrolyse *in vitro*.

— Parmi différentes méthodes de dosage nous avons choisi celle utilisant le réactif de Nelson (1944) et Somogy (1945) modifié par Courtois et Poisson (1960). Les résultats donnés par cette méthode ont l'avantage de ne pas être spécifiques du glucose, mais d'inclure également les autres sucres réducteurs ; ils comprennent par exemple tous les constituants réducteurs libérés à partir de la pectine (l'arabinose, le galactose, l'acide galacturonique et un peu de xylose) ou des glucomannanes et galactomannanes (à côté du glucose, le galactose et le mannose). D'autres méthodes, telle la méthode de la glucose oxydase ou celle à l'orthotoluidine sont spécifiques du glucose et ne donnent aucune indication sur les autres sucres réducteurs assimilables.

Le dosage des sucres réducteurs a été fait dans nos essais sur 0,1 ml de la solution incubée ; les résultats sont exprimés selon la nature du substrat en p. 100 de glucose, de galactose ou d'équivalent glucose libérés.

— Les substrats osidiques que nous avons utilisés ont été choisis sur la base d'analyses de grains et de germes de Blé (Geoffroy, 1939 ; Peterson, 1965), principale nourriture des Criquets de nos élevages. D'autres glucides ayant fait l'objet de recherches sur des Insectes voisins (Morgan, 1975c) ont été rajoutés à la liste de ces substrats.

Ces substrats utilisés sont les suivants (classification de Courtois et Chararas, 1965) :

1. — Oligosaccharides et hétérosides

* *Glucopyrannosides* : Type α : maltose, tréhalose, mélibiose, saccharose, α méthylglucoside, α phenylglucoside.

Type β : gentiobiose, β -méthylglucoside, β -phénylglucoside.

* *Galactopyrannosides* : Type α : mélibiose et raffinose peuvent libérer entre autres de l' α -galactose.

Type β : lactose.

* *Fructofurannoside* : Type β : saccharose et raffinose sont susceptibles de libérer du fructose par attaque de l'invertase sur la liaison fructofurannosidique.

2. — Polysaccharides

* *Amidon* : Constitué de chaînes ramifiées de α -glucopyrannoses. Nous avons utilisé l'amidon de Blé renfermant 20 à 28 p. 100 d'amylose et 72 à 80 p. 100 d'amylopectine.

* *Inuline* : Polymère du β -fructose, cette substance de réserve de certains tubercules végétaux est extraite notamment du Dahlia. Ce substrat est spécifique de la β -fructosidase.

* *Lichenine* : Polysaccharide constitué de chaînes de β -glucopyrannoses, extrait de Lichens.

* *Pectine* : Composant classique des lamelles intercellulaires des végétaux ; nous avons utilisé des pectines de pommes. L'hydrolyse sulfurique libère l'arabinose, du galactose, de l'acide galacturonique et de faibles quantités de xylose.

* *Cellulose* : Composé hautement polymérisé de β -glucopyrannoses. Plus le degré de cristallisation est élevé, plus l'attaque enzymatique est en général difficile ; les résultats sont en conséquence fort hétérogènes selon l'origine du substrat. Nous avons utilisé la cellulose Whatman, fibres de coton gonflés à l'acide phosphorique selon le protocole utilisé par Halliwell ; cette « swollen cellulose » permet une insertion plus facile des molécules enzymatiques entre les micelles et une attaque plus profonde.

* *Carboxyméthylcellulose* : c'est un dérivé soluble de la cellulose obtenu en liant par une liaison éther-oxyde, l'acide glycolique à des fonctions alcooliques de la cellulose. Nous avons employé le blanosé dont le degré de substitution par l'acide glycolique est assez bien défini.

* *Xylane* : Ce polysaccharide moyennement hydrolysé, de composition variable, a été utilisé sous la forme de xylane 4bis, l'araboglucuronoxylane obtenu par Roudier à partir de la paille de Blé, précipité par l'éthanol et purifié par redissolution dans la soude. Il est formé d'une chaîne centrale d'unités de β -xylopyrannosyl reliées en (1 $\rightarrow$ 4) ; sur cette chaîne se greffent trois à quatre unités de α -arabofurannose ainsi que des acides glucuroniques et méthyl-0-4-glucuronique, toutes reliées en (1 $\rightarrow$ 3) au xylose.

— Les résultats obtenus sont soumis à de nombreux facteurs de variation liés aux manipulations de très faibles volumes, aux conditions artificielles de pH et de température, à la méthode de préparation des extraits qui renferment à la fois tissus sécréteurs et aliments en digestion, à l'évolution des conditions de réaction dans le temps. La transposition des résultats expérimentaux aux conditions naturelles de la digestion lors du transit normal (3 à 4 h) ou prolongé par la rétention alimentaire (4 j, Chauvin, 1946) pourra donc prêter à discussion.

Résultats de l'étude comparée des activités osidasiques

1. — Sucres hydrolysés en des temps courts, correspondant à un transit digestif normal (tabl. 1)

S. gregaria se nourrit de plantes variées, Graminées, Crucifères, Légumineuses, etc. L'étude de l'activité digestive permet, parallèlement, de mettre en évidence un

arsenal enzymatique capable d'hydrolyser des oligosaccharides, des hétérosides et des polysaccharides variés.

Il ressort du tableau 1 que pour l'importance d'hydrolyse des oligosaccharides, le saccharose vient de loin en tête avec 70 p. 100 d'hydrolyse en 3 h. La vitesse initiale de l'hydrolyse de ce substrat est très importante puisque en 1 h nous avons déjà 54 p. 100 d'oses libérés.

TABLEAU 1

*Hydrolyse des substrats osidasiques (en p. 100 équivalents glucose)
par les solutions enzymatiques 11 A (tubes digestifs de S. gregaria en alimentation)
et 13 A (tubes digestifs de S. gregaria à jeun) en 1 h et 3 h*

Substrat	11 A Tube digestif (Criquet d'élevage)		13 A Tube digestif à jeun (même élevage)	
	1 h	3 h	1 h	3 h
Saccharose	54,2	70,8	82,1	91,3
Maltose	19,7	38,9	41,6	45,7
Gentiobiose	4 *	8 *	5 *	11 *
Mélibiose	13,6	27,4	13,9	29,3
Lactose	1 *	4,6	3 *	8,1
Tréhalose	16,8	38,6	13,5	35,8
Raffinose	15,7	41,8	20,4	56,1
Amidon	34,2	67,1	81,8	94,2
Inuline	0 *	0 *	1 *	4 *
Pectine	32,0	59,3	61,3	77,0
Lichenine	20 *	30,0	21 *	30,6
Cellulose	0 *	0 *	0 *	1 *
Carboxyméthylcellulose	1 *	2 *	2 *	4 *
Xylane	0 *	0 *	0 *	1 *
α -méthyl glucoside	3,6	4 *	4,7	7 *
β -méthyl glucoside	4 *	13,9	5 *	15
α -phényl glucoside	54,2	73,8	59,7	79,5
β -phényl glucoside	6,9	10 *	9,4	12 *

* Obtenu par lecture sur la courbe de cinétique de l'hydrolyse.

Parmi les polysaccharides, l'amidon est de loin le plus rapidement et le plus complètement hydrolysé (67 p. 100 en 3 h). Il constitue avec le saccharose la source d'approvisionnement en oses simples la plus importante. La pectine est également rapidement et largement hydrolysée (59 p. 100 en 3 h), contrairement à ce qu'a signalé Morgan chez *Locusta migratoria* L.

Il faut enfin signaler l'importance exceptionnelle, parmi les hétérosides étudiés, de l' α -phényl glucoside dont l'hydrolyse en 3 h dépasse 70 p. 100.

D'autres osides sont plus lentement et plus difficilement hydrolysés, mais ils peuvent encore apporter une contribution quantitative notable à l'alimentation en sucres. Parmi eux, le maltose et le mélibiose dont l'hydrolyse débute assez rapidement, mais tend après 3 h vers une utilisation maximale peu élevée (30 à 50 p. 100).

L'hydrolyse du raffinose, mais également d'un polysaccharide, la lichenine, se met en route plus lentement et est assez faible après 3 h ; mais elle peut se poursuivre ensuite.

Un troisième groupe de sucres est hydrolysé à moins de 20 p. 100 en 3 h et les éléments assimilables apportés dans ces conditions sont quantitativement peu importants. C'est le cas, parmi les oligosaccharides, pour le lactose et le gentiobiose et parmi les polysaccharides de la carboxyméthylcellulose et du xylane, enfin parmi les hétérosides de l' α - et du β -méthyl glucoside ainsi que du β -phényl glucoside.

2. — *Résultats d'hydrolyses prolongées qui peuvent figurer des digestions lentes après rétention des aliments (24 h et 4 j) (tabl. 2)*

TABLEAU 2

Hydrolyse des substrats osidasiques par la solution enzymatique 13 A (tubes digestifs de S. gregaria à jeun) en 4 h, 1 j, 4 j

Osides	4 h	24 h	4 j
Saccharose	100	—	—
Maltose	49	→ 60	—
Gentiobiose	14	80,1	→ 100
Melibiose	30	→ 40	—
Lactose	9	23	→ 30
Tréhalose	42	→ 100	—
Raffinose	66	→ 100	—
Amidon	100	—	—
Inuline	1	4,2	5,2
Pectine	77	→ 80	—
Lichenine	32	80,0	→ 100
Cellulose	0	1	6
Carboxyméthylcellulose	4	38,0	→ 55
Xylane	2	15,7	→ 40
α -méthyl glucoside	8	26	→ 60
β -méthyl glucoside	17	46	→ 90
α -phényl glucoside	86	→ 100	—
β -phényl glucoside	14	40	→ 60

→ tend vers la valeur asymptotique.

Le saccharose et l'amidon (fig. 1), sucres d'alimentation courante, hydrolysés rapidement, pourraient avoir disparu au bout de 4 h, les sources hydrocarbonées devant alors être recherchées ailleurs.

Un second groupe d'oses que nous pourrions appeler de « premier relais » est plus lentement hydrolysé. Les courbes de cinétique de leur digestion montrent une mise en route plus lente, mais une possibilité d'utilisation complète en 24 h : ainsi le raffinose et l' α -phényl glucoside.

Parmi les sucres de « premier relais » d'autres non seulement présentent des hydrolyses à démarrage assez lent, mais de plus ne sont utilisables que partiellement, leur hydrolyse tendant, au cours des premières 24 h, vers une limite asymptotique (le mélibiose 40 p. 100, le maltose 60 p. 100 (fig. 2), la pectine 77 p. 100).

Un dernier groupe de sucres peut être intitulé de « second relais » permettant de libérer des monosaccharides en petites quantités, mais jusqu'à la limite du temps de rétention. La cinétique de l'hydrolyse de ces oses se traduit par des courbes déno-

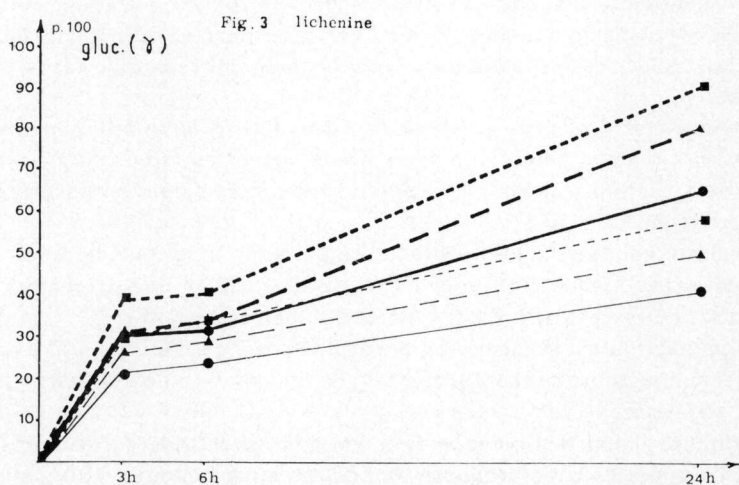
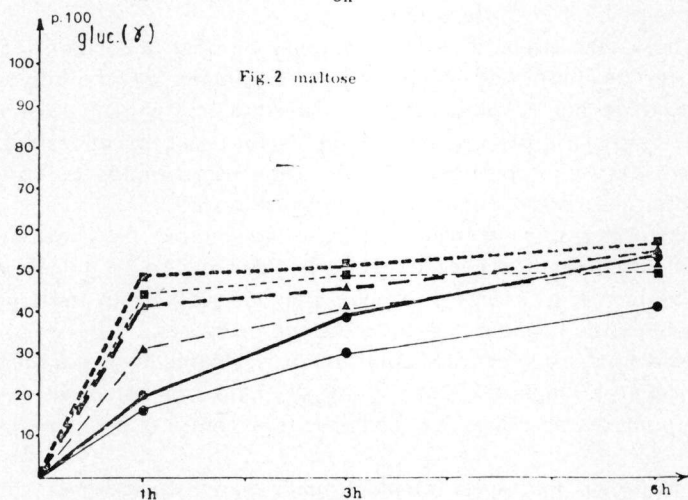
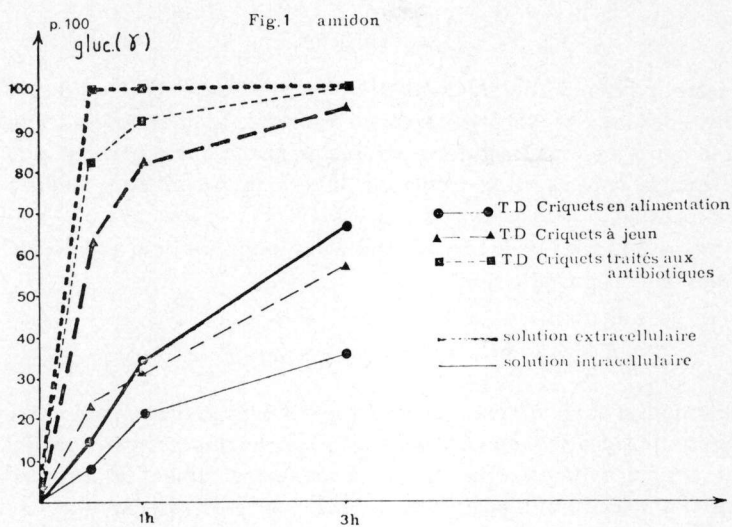


FIG. 1 à 3. — Cinétique de l'hydrolyse de l'amidon, du maltose, de la lichenine.

tant une vitesse initiale très faible, mais qui peut éventuellement, en des temps longs (4 j), aboutir à des taux d'hydrolyse encore importants (gentiobiose, lichenine, fig. 3). Cependant la majorité des sucres de ce groupe ne paraît que partiellement utilisable : ainsi le lactose, le carboxyméthylcellulose, le xylane, l' α - et le β -méthylglucoside, le β -phénylglucoside.

Enfin, même pour des temps de digestion très longs (14 j), la cellulose et l'insuline ne sont pratiquement pas attaquées.

3. — Les enzymes digestifs

Les glucosidases sont nombreuses et très spécifiques, ce qui ne saurait surprendre, les α -glucopyrannosides se trouvant en concentrations importantes dans les végétaux consommés. Leur activité est notée selon les cas, extrêmement importante et rapide, comme pour l'amylase et l' α -phényl glucosidase, ou plus restreinte et lente, comme pour la maltase et l' α -méthyl glucosidase.

Les β -fructosidases semblent également jouer un rôle important dans l'approvisionnement de l'organisme de l'insecte en sucres simples métabolisables, mais les oses libérés sont de nature plus variée. L'invertase notamment aussi active que l'amylase chez *S. gregaria* permet, outre l'apport de α -glucopyrannosides, celui des β -fructofurannosides ; elle contribue à la digestion assez rapide du raffinose. Par contre l'inulase, une polyfructanosidase, semble absente.

Les α -galactosidases revêtent une certaine importance : l' α -galactopyrannoside se trouve en effet fréquemment chez les végétaux ; par ailleurs l' α -galactose se trouve tout comme l' α -glucose, au centre du réseau métabolique permettant le passage des monosaccharides d'une forme à une autre (Morgan, 1975c).

La pectinase montre une activité rapide et intense dont le niveau se situe immédiatement après celui de l'invertase et de l'amylase, mais sans atteindre une efficacité totale comme pour ces dernières. Le melibiase, par contre, n'a qu'une activité très limitée.

Les liaisons β -glucosidasiques semblent moins bien et surtout moins rapidement attaquées. Gentiobiase et lichenase ont une activité qui croît très lentement, mais qui peut s'élever assez notablement après 24 h ; elles permettent l'apport de β -glucopyrannosides, molécules libérées donc en plus grand nombre dans le cas de rétentions alimentaires.

La carboxyméthylcellulase présente une activité très lente et limitée, n'agissant dans nos essais de façon notable qu'après des temps longs ; son action pourrait être alors importante, le substrat étant très commun, notamment dans les parois cellulaires des végétaux ingérés.

La cellulase cependant semble absente, ne permettant pas une digestion complète de la cellulose. Les β -méthyl et β -phényl glucosidases, bien que présentes, ont, plus encore que les autres β -glucosidases, une activité lente et limitée.

Les β -galactosidases, la lactase en particulier, sont peut efficaces et d'action très restreinte, ce qui ne saurait surprendre, vu la rareté des β -galactoses parmi les constituants des végétaux.

Les xylanases apportent à l'organisme un monosaccharide particulier, le xylose, ainsi que des traces d'arabofurannose et d'acides glucuroniques. La xylanase de *S. gregaria* montre une action très lente et très réduite. Ce n'est donc qu'en cas de diges-

tions différées sur des aliments en rétention que le xylose pourra rentrer dans le bilan alimentaire de façon notable.

4. — Bilan des monosaccharides après digestion (tabl. 3)

TABLEAU 3

Somme des monosaccharides obtenus après hydrolyse 3 h et 24 h, par des extraits de tube digestif parasité (11 A) ou traité aux antibiotiques (15 A) compte tenu : de la proportion du substrat digéré ; de la proportion des divers types de monosaccharides libérés (Substrats hydrolysés : Saccharose, Maltose, Gentiobiose, Melibiose, Lactose, Raffinose, Amidon, Inuline, Pectine, Lichenine, Cellulose, Blanose, Xylane, α - et β -méthyl glucoside, α - et β -phényl glucoside).

Solutions enzymatiques		Digestion 3 h						Total
		α -gluc.	β -gluc.	β -fruct.	α -galact.	β -galact.	β -xyl.	
Totaux	11 A ...	1 329	118	405	427	17	8	2 304
(en γ)	15 A ...	1 740	175	550	503	33	23	3 024
Proportion	11 A ...	57,68	5,12	17,58	18,53	0,74	0,35	100
en p. 100 du total	15 A ...	57,54	5,79	18,19	16,63	1,09	0,76	100

Solutions enzymatiques		Digestion 24 h						Total
		α -gluc.	β -gluc.	β -fruct.	α -galact.	β -galact.	β -xyl.	
Totaux	11 A ...	1 418	543	300	642	65	77	3 045
(en γ)	15 A ...	1 764	916	380	804	133	146	4 143
Proportion	11 A ...	46,57	17,83	9,85	21,08	2,13	2,53	100
en p. 100 du total	15 A ...	42,58	22,11	9,17	19,41	3,21	3,52	100

Les molécules de α -D-glucopyranose libérées sont de loin les plus nombreuses au cours d'un transit digestif normal (3 à 4 h). Elles sont issues aussi bien du groupe de sucres rapidement digérés (saccharose, amidon, α -phénylglucoside) que de ceux ne pouvant libérer durant ce temps court qu'un faible apport complémentaire (maltose, melibiose, raffinose).

Elles semblent constituer une forme normale de sucre assimilable, traversant la paroi intestinale. Ces digestions normales apportent en outre des β -D-fructofurannoses à partir du saccharose et dans une moindre mesure à partir du raffinose. Des α -D-galactopyranoses en quantités appréciables s'ajoutent aux premiers, issus en premier lieu de l'hydrolyse de la pectine, secondairement du melibiose et du raffinose.

D'autres formes de monosaccharides absorbables ne sont présentes en quantités notables que dans le cas de digestions retardées sur un bol alimentaire en rétention, soit à la suite d'une période de jeûne naturelle (fin des stades larvaires) ou imposée (manque d'aliment, infection parasitaire).

C'est le cas de β -D-glucopyrannoses issus de la digestion de la lichenine (rare chez les végétaux supérieurs) ou du gentiobiose ; c'est le cas aussi du xylose libéré à partir du xylane.

On peut se poser alors la question de la valeur métabolique de ces molécules dont la concentration dans le bilan alimentaire global peut s'accroître nettement dans les cas de digestions longues, de leur incidence sur la croissance, sur la longévité, sur le potentiel de reproduction.

Conclusions

Les résultats ici rapportés permettent, tout en gardant une grande prudence dans leur transposition à la digestion *in situ*, de constater une adaptation des systèmes enzymatiques digestifs aux sources d'énergie communes dans l'aliment de *S. gregaria*. Le large éventail des osidases présentes correspondant à un régime phytophage peu strict, permet l'absorption de Graminées aussi bien que de Dicotylédones comme les Crucifères. La présence d'enzymes digestifs à activité lente, entrant en jeu de façon notable plus tardivement, peut expliquer la grande résistance de ces insectes au jeûne.

Il ne faut pas perdre de vue également les effets secondaires des métabolites osidiques et de leur éventuelle fluctuation avec la variation du bilan des oses. Parmi ces effets relevons le rôle phagostimulant du saccharose (Le Berre et Mainguet, 1974), la détoxication par le β -glucose (Payne et Evans, 1964) l'incidence du radical phénol libéré par la digestion des hétérosides sur le cycle de formation des hormones et la mise en place des nouvelles cuticules, l'activité du radical méthyl sur l'absorption intestinale.

Sur la base de nos résultats présents, ces problèmes ne peuvent évidemment être que posés, et l'apport d'éléments de réponse plus précis nécessitera d'autres travaux.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Osidasic activity of the digestive enzymes of Schistocerca gregaria forsk. New quantitative data.

Schistocerca gregaria Forsk has a wide osidase range (cellulase and inulinase are absent). Among these enzymes :

- some come rapidly into play and have an intense activity (invertase, amylase) ;
- others of the first stage act more slowly and partially ;
- A last group releases oses only in the case of a long alimentary retention.

There follows a balance of released monosaccharides which varies according to the digestion time :

- a normal short transit mainly releases α glucoses, β fructoses and α galactoses,
 - a long transit strongly increases the amount of β glucoses, β galactoses and β xyloses.
- Some effects on the insect physiology can be deduced from it.

Références bibliographiques

- CHARARAS C., 1963. *La nutrition et l'activité enzymatique chez certains insectes xylophages parasites de divers Populus*. Lab. Zool. INA.
- CHARARAS C., COURTOIS J. E., DEBRIS M. M., LAURANT-HUBE H., 1963. Activités comparées des osidases chez divers stades de deux insectes xylophages parasites des Conifères. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **45**, 383-395.
- CHARARAS C., ECHAUBARD M., DAVID J., 1973. Nutrition larvaire d'*Ergates faber* L. (Coléoptère Cerambycidae). Morphologie du tube digestif, transit intestinal et consommation journalière. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **98** (4), 563-576.
- CHAUVIN R., 1946. Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. IV. Le coefficient d'utilisation digestive, le rythme d'excrétion et le transit intestinal. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **51**, 24-29.
- COURTOIS J. E., POISSON J., 1960. Dosage du glucose dans les liquides biologiques. Méthode de Nelson-Somogy adaptée. *Sem. Hop. Paris - Suppl. Pathol. et Biol.*, **8**, 49-109.
- DEBRIS M. M., 1964. Recherches sur les osidases de divers insectes xylophages parasites des Conifères et des Peupliers. Thèse Doct. Univ. Pharm. Paris.
- COURTOIS J. E., CHARARAS C., 1965. Les enzymes hydrolysant les glucides (hydrates de carbone) chez les Insectes xylophages parasites des Conifères et de quelques autres arbres forestiers. Supplément à matériaux et organismes. *Internationales Symposium « Holz und Organismen »*, 127-150, Berlin, Dahlem., Dunker und Humbolt Edit.
- COURTOIS J. E., CHARARAS C., DEBRIS M. M., 1961. Recherches préliminaires sur l'attaque enzymatique des glucides par un Coléoptère xylophage, *Ips typographus*. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **43** (11), 1173-1187.
- COURTOIS J. E., CHARARAS C., DEBRIS M. M., 1964a. Influence de quelques antibiotiques sur trois insectes xylophages et leurs osidases. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **258**, 4148-4150.
- COURTOIS J. E., CHARARAS C., DEBRIS M. M., 1964b. Répartition des enzymes hydrolysant les polysaccharides chez quelques insectes parasites des Peupliers et un xylophage du Cèdre. *C. R. Soc. Biol.*, **158**, 1038.
- COURTOIS J. E., CHARARAS C., DEBRIS M. M., LAURANT-HUBE H., 1964c. *Symposium international : chimie et biochimie de la lignine, de la cellulose et des hemicelluloses*. Grenoble Imprimeries réunies, Chambéry Edit., 127-149.
- COURTOIS J. E., CHARARAS C., DEBRIS M. M., LAURANT-HUBE H., 1965. Répartition comparée des osidases chez les insectes xylophages parasites des arbres fruitiers. *Bull. Soc. Chimie Biol.* **48** (12), 2219-2231.
- DROSTE H. J., ZEBE E., 1974. Resorption and metabolism of glucose in the alimentary canal of the migratory locust *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.*, **20** (12), 2385-2396.
- Enzyme Nomenclature, 1973. 3^e ed. 1972 recommendations. Amsterdam Elsevier.
- EVANS W. A. L., PAYNE D. W., 1960. Carbohydrases in the alimentary tract of the locust *Schistocerca gregaria* Forsk. *Biochem. J.*, **76**, 50-51.
- EVANS W. A. L., PAYNE D. W., 1963. Quantitative determination of glucose and maltose in enzyme reaction mixtures. *Analyst*, **88**, 204-208.
- EVANS W. A. L., PAYNE D. W., 1964. Carbohydrases of the alimentary tract of the desert locust *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Insect. Physiol.*, **10**, 657-674.
- GEOFFROY R., 1939. *Le blé, la farine, le pain*. Ed. Dunod, Paris.
- HALLIWELL G., 1958. A microdetermination of cellulose in studies with cellulase. *Biochem. J.*, **68**, 605-610.
- KHAN M. A., 1963a. The secretory cycle of invertase in the midgut and caeca tissue of *Locusta migratoria* in relation to moulting. *Curr. Sci.*, 32-169.
- KHAN M. A., 1963 b. The distribution of proteinase, invertase and amylase activity in various parts of alimentary canal of *Locusta migratoria* L. *Indian J. Entomol.*, **25**, 200-203.
- KHAN M. A., 1964. Studies on the secretion of digestive enzymes in *Locusta migratoria* L. Invertase activity. *Entomol. Exp. Appl.*, **7**, 125-130.
- LE BERRE J. R., MAINGUET A. M., 1974. Nutrition du Criquet migrateur *Locusta migratoria* L. (Orthoptera, Acrididae). III. — Etude quantitative de l'ingestion et de l'absorption intestinale. *Ann. Nutr. Alim.*, **28**, 437-462.
- MORGAN M. R. J., 1973. The relationship between locust gut glucosidase and galactosidase activities. *Biochem. Soc. Trans.*, **1**, 196-198.
- MORGAN M. R. J., 1975a. A qualitative survey of the carbohydrases of the alimentary tract of the migratory locust *Locusta migratoria migratorioides* (Orth. Acrididae). *J. Insect. Physiol.*, **21**, (5), 1045-1053.
- MORGAN M. R. J., 1975b. Initial characterization of the gut cellobiase of the African migratory locust *Locusta migratoria migratorioides*. *Insect Biochem.*, **5** (3), 251-264 et **5** (4), 479-487.
- MORGAN M. R. J., 1975c. Gut carbohydrases in locusts and grasshoppers. *Acrida*, **5** (1), 45-48.

- MORGAN M. R. J., 1975d. Relationship between gut cellobiase, lactase, aryl β -glucosidase and aryl β -galactosidase activities of *Locusta migratoria*. *Insect Biochem.*, **5** (5), 609-617.
- NELSON N., 1944. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.*, **153**, 375-380.
- PAYNE D. W., DAVIDSON LYNDIA M., 1974. Cellulose digestion in the locust *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Entomol. A.*, **48** (2), 213-215.
- PAYNE D. W., EVANS W. A. L., 1964. Transglycosylation in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Insect Physiol.*, **10**, 675-688.
- PETERSON R. F., 1965. Wheat. Botany, cultivation and utilisation. *Leonard Hill Books*, London.
- SOMOGYI M., 1945. Determination of blood sugar. *J. Biol. Chem.*, **160**, 69-73.
- TAKTAK A., 1975. *Recherches sur la digestion des glucides chez Ips sexdentatus B.* (Coleoptera Scolytidae xylophage). Thèse Doct. 3^e cycle Univ. Paris.
- THULLIER A., 1966. *Recherches sur la digestion des glucides chez un insecte xylophage Hylobius abietis. Etude des osidases et d'un micro-organisme isolé du mycetome.* Thèse Doct. Pharm. Univ. Paris.

Une bibliographie plus complète peut être obtenue par simple demande auprès de l'auteur.

Structure de populations de lièvres en automne dans différents agrosystèmes

D. PEPIN

Laboratoire de la Faune Sauvage et de Cynégétique
Centre national de Recherches zootechniques, I.N.R.A.,
78350 Jouy en Josas

Résumé

Ce travail porte sur le contrôle de la structure en âge et en sexe de populations exploitées de lièvres dans quatre agrosystèmes. L'analyse tient compte d'une part de l'époque et du mode des prélèvements et d'autre part des conditions agricoles des secteurs étudiés.

La structure en sexe des populations exploitées de lièvres se trouve influencée par le mode de prélèvement et par d'autres facteurs tels que leur composition en âge et le milieu dans lequel elles se trouvent.

La structure en âge fondée sur le rapport entre le nombre de jeunes et le nombre d'adultes ne peut être considérée que comme un indice général. Cet indice doit nécessairement être complété par des données précises, surtout en ce qui concerne la catégorie des individus de moins d'un an. En effet, plusieurs populations peuvent avoir des structures en âge globales équivalentes et se révéler, à l'analyse, très différentes les unes des autres.

La production de jeunes levrauts exploitables commence en janvier-février et se termine fin septembre. Cependant elle n'est pas répartie uniformément dans l'année, et le « rendement » de chaque cohorte varie en outre selon le taux de mortalité qu'elle subit avant l'ouverture. L'importance de cette mortalité dépend largement de facteurs climatiques et agricoles. Un début de saison de chasse trop précoce a pour effet de supprimer une partie des dernières femelles gestantes ou allaitantes. En conséquence, la contribution réelle des dernières cohortes de jeunes levrauts se trouve réduite.

Le contrôle de plus de mille trois cents levrauts de moins d'un an prélevés à la chasse montre que la majorité d'entre eux appartiennent généralement aux cohortes de mai-juin et de juillet-août, quoique selon le lieu et l'année l'une ou l'autre de ces cohortes puisse être déficitaire.

I. — Introduction

De nombreuses recherches sont entreprises dans le but d'améliorer la gestion des populations sauvages. Parmi les espèces-gibier, le lièvre *Lepus europaeus* est un animal ayant fait l'objet de travaux plus ou moins approfondis dans la plupart des pays d'Europe.

La structure de ces populations au moment de la chasse a été en particulier étudiée en Allemagne par Rieck (1967), en France par Pépin (1975a), en Hongrie par Heltay et Szeky (1975), aux Pays-Bas par Broekhuizen (1973), en Pologne par Pielowski (1971), et par Jezierski (1965), en Russie par Likiaviatchene (1971), en Suisse par Wandeler et Huber (1968), en Tchécoslovaquie par Hell et Herz (1972), etc...

Malgré l'ampleur de ces recherches, les seules qui sont consacrées à la comparaison de différentes méthodes de prélèvements sont celles de Adamczewska-Andrzejewska et Szaniawski (1972) et de Spittler (1976). La façon de chasser le lièvre en France varie considérablement d'un secteur à l'autre. Mais paradoxalement, l'influence exacte des différents modes de prélèvements sur les populations exploitées n'a jamais été recherchée. Cette situation particulière nous a donc incité à aborder ce problème fondamental qui peut avoir un impact ou des répercussions importantes sur le développement, le maintien, voire le déclin des populations de cet animal sauvage.

II. — Matériel et méthodes

1. — Les secteurs étudiés

La localisation géographique de quatre territoires choisis pour cette étude est illustrée par la figure 1.

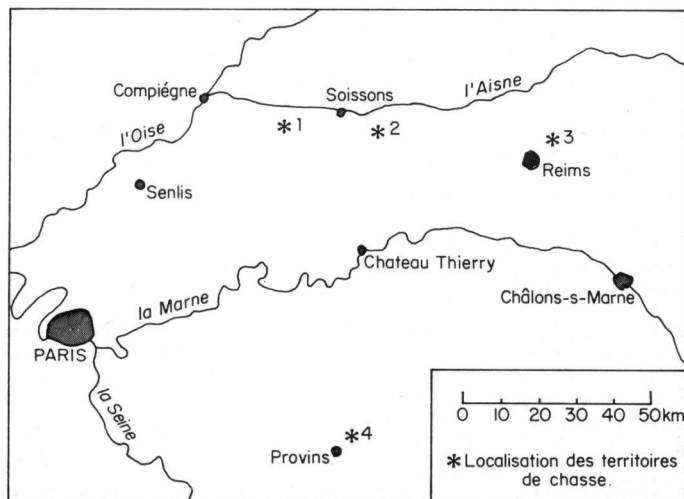


FIG. 1. — Situation géographique des quatre territoires d'étude (1. Vaubéron-Le Murger ; 2. Cuiry-Housse ; 3. Witry-les-Reims ; 4. Provins).

Geographical situation of the four studied areas.

Le territoire de Vaubéron-Le Murger couvre 663 ha. Il est constitué par des parcelles d'une superficie moyenne d'environ 15 ha. Les blés d'hiver représentent un peu plus du tiers des cultures. Pour le reste, les betteraves arrivent largement en tête (47 p. 100), suivies ensuite par les pommes de terre (13 p. 100) et le maïs (3 p. 100). Il n'y a aucune parcelle de luzerne.

A Cuiry-Housse, le système agricole est le même. Les blés d'hiver représentent près de la moitié des 832 ha que compte le territoire de chasse. Pour les autres cultures, la répartition est la suivante : betteraves (27 p. 100), pommes de terre (18 p. 100) et maïs (5 p. 100). On ne trouve pas non plus ici de luzerne.

Sur les 2 300 ha de la société de Witry-les-Reims, à part un boisement placé en bordure sur la partie sud-est couvrant environ 70 ha, les cultures sont, en proportion équivalente, les céréales (blé et orge d'hiver et de printemps), les betteraves et la luzerne destinée à la déshydratation. Le maïs et les pommes de terre sont absents. Les champs d'une longueur moyenne de 310 m et d'une largeur variant le plus souvent d'une vingtaine à une centaine de mètres forment une véritable mosaïque, caractéristique de ce secteur agricole.

Le territoire de Provins couvre une superficie équivalente à celui de Witry-les-Reims. Il possède un boisement de l'ordre de 10 p. 100 mais disséminé un peu partout. Par contre, les parcelles cultivées sont plus grandes et varient en général de 5 à 20 ha. Les blés d'hiver représentent plus de la moitié des cultures, le maïs le quart, la luzerne et les betteraves se partagent le reste. Les pommes de terre sont présentes dans seulement une ou deux parcelles.

2. — Recueil des données

Description des modes de chasse.

Le mode et la pression annuelle de chasse sont résumés dans le tableau 1 pour chacun des territoires étudiés.

La chasse banale du type « devant soi » consiste en une recherche du gibier par un seul chasseur aidé ou non dans sa tâche par un ou plusieurs chien(s).

TABLEAU 1

Mode de chasse et répartition mensuelle du nombre de journées de prélèvements dans les différents territoires étudiés

Hunting methods and monthly repartition between September and December of controlled hunting days in different areas

(locality ; hunting methods ; number of hunters ; number of hunting days ; year ; in circles ; hunter who wait ; in drives ; ahead of hunter).

Localité	Mode de chasse	Nombre de chasseurs	Nombre de journées de prélèvements				
			Année	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Provins	Chaudrons	18	1971	—	—	4	1
			1972	—	3	2	5
			1973	1	1	1	—
			1974	—	—	2	2
			1975	—	2	4	1
			1976	—	4	2	1
Cuiry-Housse.....	Chasseurs postés	35	1973	—	—	1	—
			1975	—	—	1	1
			1976	—	—	2	—
Vaubéron-Le Murger ..	Battues marchantes	30	1973	—	1	—	—
			1975	1	2	—	—
			1976	—	3	1	—
Witry-les-Reims	Devant soi	50	1975	5	4	—	—
			1976	4	4	—	—

Au contraire pour les *battues*, la chasse est collective. Elle nécessite la collaboration de rabatteurs. Dans le cas des battues du type « *chaudrons* », les chasseurs et les rabatteurs sont régulièrement répartis de manière à encercler une portion du territoire. Au signal de départ, tous les participants se dirigent vers le centre du cercle ainsi formé. Le tir des lièvres cesse quand le cercle a un diamètre inférieur à 100 m. Dans les battues au bois, les chasseurs entourent la parcelle boisée pendant que les rabatteurs font sortir le gibier. Pour les *battues marchantes*, les chasseurs et les rabatteurs participent ensemble au rabat. Ce rabat a le plus souvent, la forme d'un fer à cheval, avec deux ailes avancées. Les lièvres sont indifféremment tirés en avant ou en arrière de la ligne de rabat. Pour les battues avec *chasseurs postés*, les rabatteurs marchent de façon à pousser le gibier vers la ligne de fusils. Les lièvres sont uniquement tirés quand ils ont franchi cette ligne, c'est-à-dire en arrière.

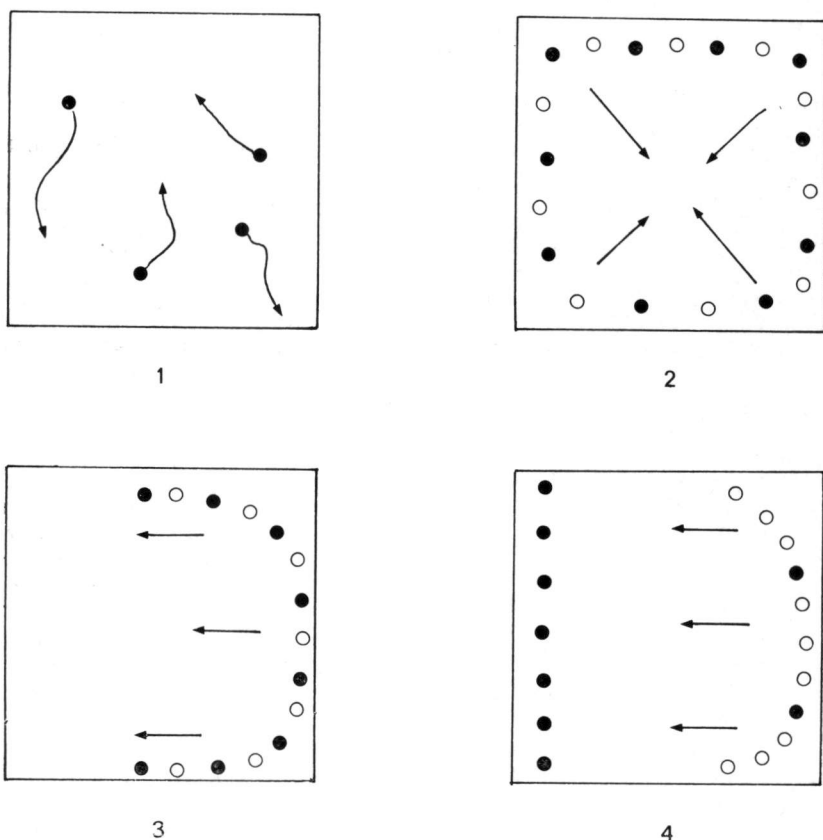


FIG. 2. — Modes de chasse : 1) devant soi ; 2) chaudrons ; 3) battues marchantes ; 4) chasseurs postés.

○ = chasseur
● = rabatteur
→ = sens de la marche.

Hunting methods : 1) ahead of the hunter ; 2) in circles ; 3) in drives ; 4) hunter who waits.

○ hunter
● beater
→ walking direction.

Une illustration de ces différents modes de chasse est donnée sous la forme de schéma dans la figure 2.

Types d'examen effectués.

Les lièvres abattus sont sexés. Un œil par animal est placé, en vue de sa conservation, dans un flacon contenant du formol à 10 p. 100. Dans le cas des battues, ces opérations sont faites le jour même de la chasse.

Pour les chasses « devant-soi », le recueil de ces données est précédé par des séances d'informations au cours desquelles la collaboration des chasseurs est sollicitée. Des flacons et des fiches de renseignements à utiliser pour chaque animal abattu sont distribuées. A l'exception du jour de l'ouverture les chasseurs eux-mêmes sont chargés de faire ces manipulations. Le cristallin est extrait et pesé au laboratoire, ce qui permet d'apprécier l'âge du lièvre grâce à l'utilisation d'une courbe de référence établie à partir de sujets élevés en captivité étroite (Pépin, 1973). Connaissant son âge et sa date de prélèvement, on en déduit son époque de naissance.

Discussion sur la validité des déterminations d'âge.

L'évolution du poids du cristallin en fonction de l'âge a été étudiée par Broekhuizen (1973) pour des lièvres nés en nature et par Pépin (1973) pour des lièvres nés en captivité étroite. La comparaison de ces données montre que l'origine différente des animaux n'agit pas sur la croissance pondérale de cet organe. Cependant il existe, pour des animaux de même âge, des variations individuelles du poids de leurs cristallins. La marge d'écart par rapport à la moyenne augmente avec l'âge (Andersen et Jensen, 1972). Nous conviendrons que pour des sujets nés au début de la saison de reproduction, l'âge d'un individu ne peut être apprécié qu'avec une marge d'erreur de plus ou moins 1 mois. Au-delà d'un an d'âge, il devient très difficile de classer un animal avec précision. La marge d'erreur est déjà de plus ou moins 3 mois à 1 an et demi. Au-dessus d'un poids de cristallin de 340 mg, on peut simplement dire que l'animal a plus de 2 ans d'âge.

Si maintenant nous ne considérons plus des individus isolés mais des lots d'une certaine importance, la moyenne des poids des cristallins des animaux appartenant à ces lots correspond à un âge moyen entaché statistiquement d'une très faible erreur. La notion « d'âge moyen » n'a d'intérêt que pour un groupe d'âge homogène. Dans le cas général des échantillons récoltés à la chasse, nous avons choisi la solution de les découper en classes de poids de cristallins de manière à obtenir ainsi une structure en âge de la population étudiée sans pour autant avoir cherché à donner un âge précis à chaque individu. Une simple transformation permet ensuite d'établir une structure par époque de naissance de cette même population. Pour les jeunes de moins d'un an, la séparation est faite suivant des cohortes de 2 mois. Les cohortes retenues sont donc : janvier-février, mars-avril, mai-juin, juillet-août et septembre-octobre. Pour les individus d'un an, deux lots semestriels sont retenus et les adultes plus âgés constituent une seule classe.

III. — Résultats : structure des populations examinées

L'étude de la structure générale des échantillons tués à la chasse concerne d'une part l'âge et d'autre part le sexe.

1. — Structure en âge et époque de naissance

Le tableau 2 résume les observations faites sur la structure globale en âge des lièvres examinés dans les quatre territoires de chasse.

TABLEAU 2

*Effectif contrôlé et proportion des jeunes dans les prélèvements annuels de lièvres
provenant des différents territoires de chasse*

*Controlled numbers of hares and percentage of young in the annual bags
of hares coming from different hunting areas*

(locality ; year ; controlled number ; percentage of young ; number of young per adult ; number of young per adult female).

Localité	Année	Effectif contrôlé	Pourcentage de jeunes	Nombre de jeunes par adulte	Nombre de jeunes par femelle adulte
Provins	1971	198	80 p. 100	4	9,9
	1972	389	71 p. 100	2,5	4,9
	1973	99	71 p. 100	2,5	4,7
	1974	163	66,5 p. 100	2	3,7
	1975	95	62 p. 100	1,6	3
	1976	299	62,5 p. 100	1,7	3,1
Cuiry-Housse	1973	43	72 p. 100	2,6	3,4
	1975	59	69,5 p. 100	2,3	5,1
	1976	120	70 p. 100	2,3	6
Vaubéron-Le Murger ..	1973	41	76 p. 100	3,1	6,2
	1975	72	57 p. 100	1,3	2,3
	1976	186	71 p. 100	2,4	4,3
Witry-les-Reims	1975	91 *	69 p. 100	2,2	3
	1976	65 **	62 p. 100	1,7	4

N. B. * Dont onze animaux non sexés et cinq animaux sans date de prélèvement.

** Dont deux animaux non sexés et deux animaux sans date de prélèvement.

Il est à noter que les effectifs contrôlés, variables d'une année à l'autre, dépendent d'une part du nombre de journées de battues effectivement analysées (voir tabl. 1) et d'autre part de l'abondance du gibier présent au moment de la chasse. Dans le cas particulier de Witry-les-Reims on assiste à une diminution régulière du « rendement » des journées de chasse par suite de l'épuisement progressif du stock d'animaux prélevables par les chasseurs.

Le pourcentage de jeunes dans les prélèvements est le reflet plus ou moins fidèle de l'indice de renouvellement de la population concernée.

En 1971, à Provins, les jeunes constituent 80 p. 100 du tableau total. Ils ne représentent plus que 62 p. 100 du tableau en 1975. Cette chute s'est effectuée en trois temps, avec un palier en 1972 et 1973 et un autre en 1975 et 1976.

Si la composition globale des prélèvements effectués à Cuiry-Housse est peu différente au cours des trois années d'analyse, il n'en est pas de même à Vaubéron-Le-Murger, l'année 1975 étant celle où l'abondance relative de jeunes dans les tableaux de chasse est la plus faible.

Les prélèvements effectués à Witry-les-Reims ont une composition globale analogue à ceux de Cuiry-Housse en 1975 et à ceux de Provins, l'année suivante.

Des graphiques synthétiques (fig. 3 et 4) ont été construits en tenant compte à la fois de la séparation des animaux selon leur sexe et selon leur époque de naissance. Ces graphiques montrent clairement que les naissances débutent en janvier-février, et se poursuivent au moins jusqu'à l'ouverture de la chasse.

En fait, sur un total de mille trois cent onze jeunes contrôlés à la chasse, seuls trois levrauts sont nés en octobre. Par analogie avec les études entreprises sur la dynamique des populations exploitées de poissons (Daget et Le Guen, 1975), il est nécessaire de tenir compte ici de *l'âge au recrutement*. Ce terme désigne l'âge auquel

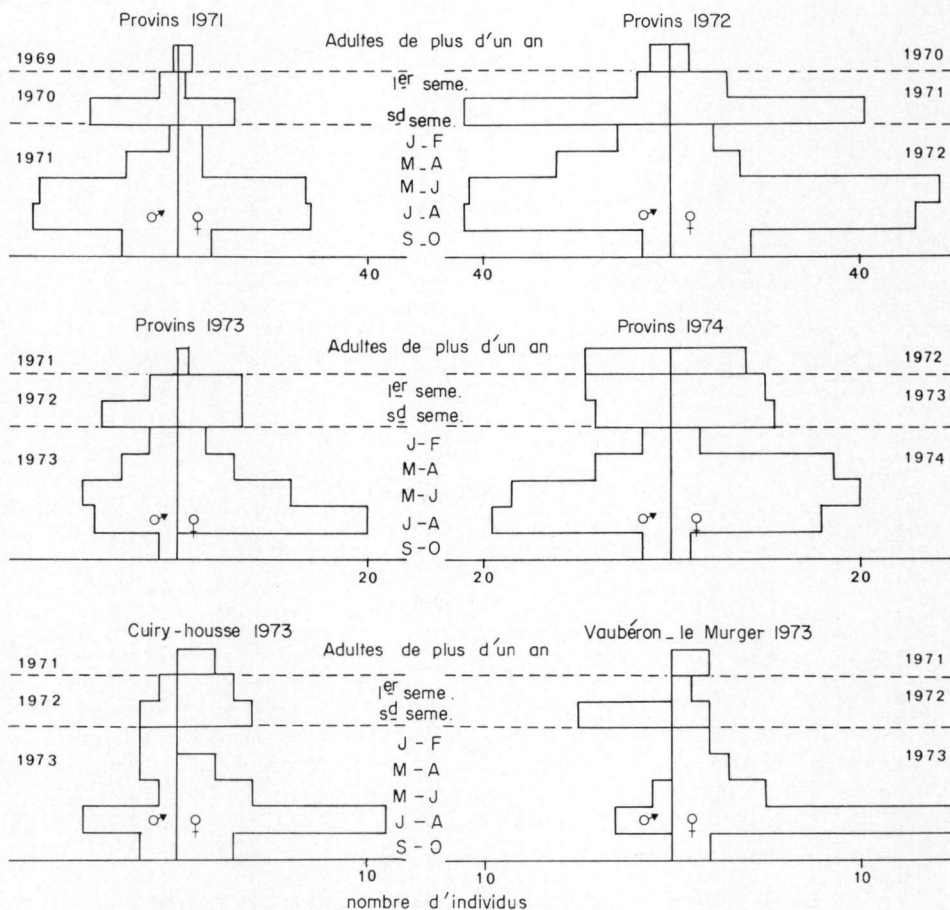


FIG. 3. — *Epoque de naissance des lièvres abattus entre 1971 et 1974 à Provins et en 1973 à Cuiry-Housse et Vaubéron-Le Murger* (J. F. : janvier-février ; M. A. : mars-avril ; M. J. : mai-juin ; J. A. : juillet-août ; S. O. : septembre-octobre ; 1^{er} seme = premier semestre ; sd seme = second semestre).

Birth period of shot hares between 1971 and 1974 in Provins and in 1973 in Cuiry-Housse and Vaubéron-Le Murger

(J. F. : January-February ; M. A. : March-April ; M. J. : May-June ; J. A. : July-August ; S. O. : September-October ; 1^{er} seme = first semester ; s^d = second semester).

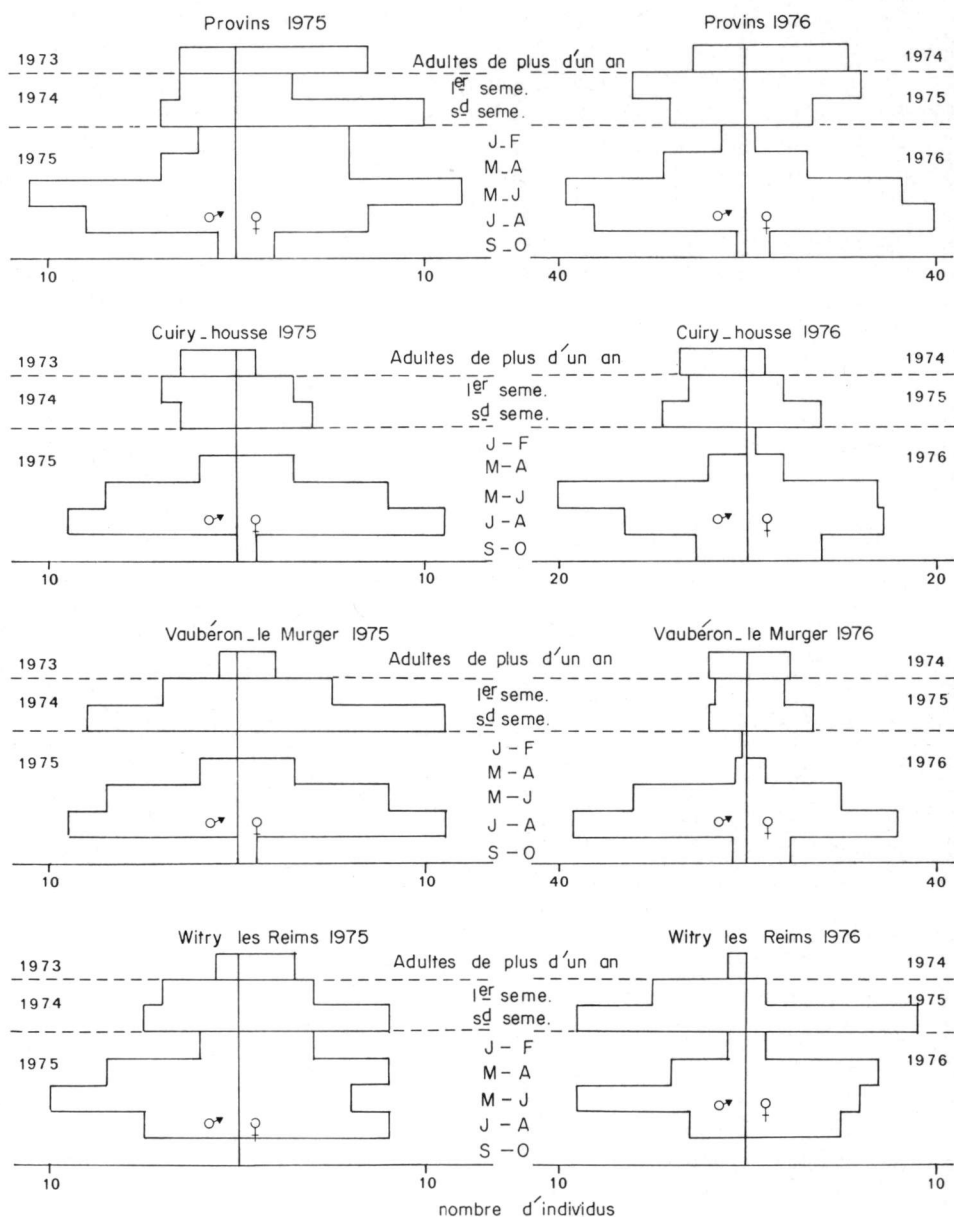


FIG. 4. — Epoque de naissance des lièvres abattus en 1975 et 1976 à Provins, Cuiry-Housse, Vaubéron-Le Murger et Witry-les-Reims (même légende que figure 3).

Birth period of shot hares in 1975 and 1976 in Provins, Cuiry-Housse, Vaubéron-Le Murger and Witry-les-Reims (same legend as figure 3).

les individus entrent dans la phase exploitable et deviennent disponibles pour la chasse. Dans le cas des levrauts, il faut attendre qu'ils aient atteint l'âge de 2 mois (leur poids est alors compris entre 2 et 2,5 kg). La probabilité pour qu'un animal plus jeune que

cet âge soit tué est faible compte tenu d'une part de la difficulté à le faire lever et d'autre part de son tir peu probable par le chasseur qui le rencontre. Malgré les restrictions exprimées ci-dessus et en se référant aux chasses les plus tardives les naissances ayant lieu après le mois de septembre présentent un caractère exceptionnel.

La comparaison des figures 3 et 4 permet de faire ressortir des différences de forme de la *pyramide des époques de naissance* d'une année à l'autre et d'un lieu à l'autre. C'est ainsi que l'on remarque d'abord l'absence caractéristique de levrauts issus de la cohorte septembre-octobre à Witry-les-Reims en 1975 et en 1976.

Pour les tableaux de Cuiry-Housse et de Vaubéron-Le Murger, les cohortes janvier-février et mars-avril renferment peu d'individus. Pour Provins, l'année 1975 se distingue de toutes les autres car c'est la seule où la cohorte juillet-août se trouve nettement sous-représentée par rapport à celle de mai-juin.

TABLEAU 3

Répartition des levrauts de moins de 1 an en fonction de leur cohorte de naissance dans les territoires étudiés (en pourcentage, chiffres arrondis)

Young repartition in function of their birth cohort in the studied areas (rounded percentage) (locality ; year ; January-February ; March-April ; May-June ; July-August ; September-October)

Localité	Année	Janvier Février	Mars Avril	Mai Juin	Juillet Août	Septembre Octobre
Provins.....	1971	4	10	36	38	12
	1972	7	14	36	35	8
	1973	8	17	31	41	3
	1974	6	23	34	32	5
	1975	14	17	39	25	5
	1976	4	16	38	38	4
Cuiry-Housse	1973	6	10	16	52	16
	1975	—	12	37	49	2
	1976	1	10	40	33	16
Vaubéron-Le Murger.	1973	6	10	19	58	6
	1975	—	12	37	49	2
	1976	1	5	33	52	9
Witry-les-Reims	1975	12	30	32	26	—
	1976	6	31	41	22	—

Ces premières constatations se retrouvent dans le tableau 3 où seule la répartition des levrauts de moins d'un an en fonction de leur cohorte de naissance est prise en compte. On note de plus :

1) une participation maximale de la cohorte juillet-août en 1973 à Provins, Cuiry-Housse et Vaubéron-Le Murger ;

2) une répartition équivalente des jeunes en 1975 à Cuiry-Housse et Vaubéron-Le Murger ;

3) une forte participation de jeunes issus de la cohorte mars-avril à Witry-les-Reims en 1975 et 1976.

L'interprétation de ces données sera examinée en détail dans la discussion.

2. — *Structure en sexe des jeunes de moins d'un an et des adultes*

La structure en sexe pour tous les tableaux annuels de chasse est donnée en détail dans les figures 3 et 4 en fonction de l'époque de naissance des animaux.

TABLEAU 4

Répartition des sexes chez les jeunes de moins de 1 an et chez les adultes lors des prélèvements annuels de lièvres provenant des différents territoires de chasse

Sex-ratio of youngs and of adults in the annual hare bags from hunting areas (locality ; year ; youngs ; adults)

Localité	Année	Jeunes		Adultes	
		Nombre	Sex-ratio ♂/♀	Nombre	Sex-ratio ♂/♀
Provins	1971	158	1,1	40	1,5
	1972	277	0,86	112	0,96
	1973	71	0,73	28	0,87
	1974	108	0,86	55	0,9
	1975	59	0,79	36	0,8
	1976	187	1,01	112	0,84
Cuiry-Housse	1973	31	0,63	12	0,33
	1975	41	0,78	18	1,25
	1976	84	1	36	1,57
Vauberon-Le Murger ..	1973	31	0,15	10	1
	1975	41	0,78	31	0,72
	1976	132	1,03	54	0,74
Witry-les-Reims	1975	53	0,96	26	0,63
	1976	38	1	25	1,5

Dans le tableau 4, les jeunes sont séparés des adultes et le rapport nombre de mâles sur nombre de femelles (ou sex-ratio) est indiqué pour chaque année de contrôle et par lieu de prélèvement. La quantité d'animaux examinés étant très variable, les résultats consignés dans ce tableau peuvent paraître d'un intérêt limité. Leur valeur est discutée, ci-après.

IV. — Discussion des résultats et influence de quelques facteurs particuliers

Le rapport des sexes

Les prélèvements opérés lors des chasses en battues se font en une seule fois sur un secteur donné. Par contre, à Witry-les-Reims, les chasseurs parcourent tout le territoire au hasard, plusieurs fois de suite et le plus souvent avec l'aide de chien(s). D'après les résultats exposés dans le tableau 4, ce mode de chasse favoriserait un prélèvement équilibré entre les jeunes mâles et les jeunes femelles. La dispersion, dans

le temps et dans l'espace, de chasseurs d'adresse inégale peut en partie expliquer ce phénomène. Au moment de la chasse, les seules cultures encore sur pied sont presque uniquement les betteraves et les luzernes avec quelques chaumes non retournés. Il en résulte que la recherche des animaux n'est gênée par aucun obstacle important.

Mais des imprécisions ou absences de données (cf. tabl. 2) liées au mode de récolte des renseignements, ne nous permettent pas de conclure de façon définitive. L'examen d'un nombre plus important d'animaux permettrait de savoir si la tendance relevée plus haut se vérifie ou s'infirme. Aucune autre donnée concernant ce mode de chasse n'existe dans la littérature ; par contre, quelques points de comparaison sont possibles pour les chasses en battues.

Dans le cas des battues avec chasseurs postés, Jezierski (1965) trouve que la représentation du sex-ratio des lièvres provenant de différents secteurs suit une loi normale. Au contraire, Pielowski (1969), en se basant sur l'examen global de près de cinquante mille animaux, relève qu'il est tué davantage de hases que de bouquins. L'opinion de Toussaint (1967) selon laquelle les femelles seraient épargnées car elles tiendraient mieux le gîte et auraient le temps de « rebrousser » chemin avant d'être tirées peut donc raisonnablement être mise en doute.

Dans le cas des battues marchantes, Hell (1964) cité par Pielowski (1969) constate qu'avec ce mode de chasse, on tire également plus de femelles que de mâles.

Les résultats obtenus tant à Cuiry-Housse (battues avec chasseurs postés) qu'à Vaubéron-Le Murger (battues marchantes) correspondent dans la majorité des cas à ceux obtenus par les auteurs cités ci-dessus. Néanmoins, avec de faibles échantillons, de grandes déviations par rapport à l'équilibre « normal » entre les sexes peuvent être constatées. C'est le cas par exemple pour Vaubéron-Le Murger en 1973. Cette mise en garde impose de considérer avec réserve toute analyse reposant sur de telles bases.

Les travaux mentionnés précédemment donnent les sex-ratio globaux de tous les animaux examinés. Ils ne font aucune allusion à leur âge. Personnellement nous sommes portés à croire que l'influence du mode de chasse peut s'exercer différemment selon que l'on s'adresse à des individus jeunes ou adultes. Cette influence serait beaucoup plus marquée sur les jeunes de moins d'un an. Lors des battues en chaudrons organisées à Provins, nous avons constaté (Pépin, 1975a) qu'il est tué davantage de jeunes mâles en plaine alors que le phénomène inverse se produit pour les battues réalisées au bois.

Pielowski (1961) cité par Jezierski (1965) admet également la possibilité que le sex-ratio subisse des variations saisonnières. Cet auteur souligne en 1969 que les chasses en battues avec chasseurs postés réalisées tôt en saison sont plus défavorables à la population que des chasses tardives car ces dernières épargnent plus les femelles. Cette constatation se retrouve pour la chasse du lièvre aux chiens courants (Pépin, 1975b).

La densité de la population de lièvres existant au moment de la chasse pourrait selon Boldenkov, Krainev et Galaka (1973) influencer le rapport entre les sexes. D'après ces auteurs, si la densité baisse, le nombre de femelles tend à dépasser celui des mâles.

On peut donc conclure que non seulement le mode de chasse mais aussi le milieu et l'époque à laquelle les prélèvements sont faits interviennent pour faire varier le sex-ratio des animaux abattus et ceci, en relation avec leur âge et leur abondance.

La structure en âge

La composition en âge des populations de lièvres au moment de la chasse est une autre composante essentielle que de nombreux auteurs se sont attachés à déterminer. La valeur du rapport entre le nombre de jeunes et le nombre d'adultes renseigne sur la capacité annuelle de renouvellement des populations concernées. C'est ainsi, par exemple, que Jezierski (1965) constate que les populations sont en expansion quand le coefficient d'accroissement réel est voisin ou *a fortiori* supérieur à trois jeunes par femelle adulte.

Nous avons donné à titre indicatif dans le tableau 2 (dernière colonne), les coefficients trouvés pour chaque année de contrôle dans les quatre territoires étudiés. Le nombre d'adultes examinés étant relativement faible à chaque fois, il est plus prudent de raisonner ici en nombre de jeunes par adulte. La population présente à Vaubéron-Le Murger en 1975 est la seule dont le niveau n'atteint pas 1,5 jeune par adulte ; dans tous les autres cas, la contribution des individus de moins d'un an est largement majoritaire.

La part des jeunes dans les tableaux de chasse varie d'un territoire à l'autre car le mode d'exploitation des différentes populations change. Adamczewska-Andrzejewska et Szaniawski (1972) ont montré, en effet, en comparant plusieurs modes de chasse, que le coefficient d'accroissement réel, dans les années où la natalité a été bonne, augmente avec l'intensité des prélèvements. Ceci est confirmé par Pielowski (1976a) qui compare l'évolution des populations de lièvres dans deux secteurs adjacents soumis à des intensités de prélèvements différentes.

De même pour un territoire donné (Provins), on constate parfois une variation non négligeable d'une année à l'autre du rapport nombre de jeunes sur nombre d'adultes. Pielowski (1976b) démontre pour sa part que la production annuelle de jeunes par les lièvres diffère d'une saison de reproduction à l'autre. A une année de bonne reproduction correspond une forte proportion de jeunes dans les tableaux de chasse et inversement à une reproduction médiocre correspond une faible participation des individus de moins d'un an dans les prélèvements.

Cette donnée est intéressante à prendre en considération car, comme le fait remarquer Caugley (1974), « l'âge-ratio seul fournit souvent des informations ambiguës et son interprétation facile peut conduire à de sérieuses méprises dans les aménagements recherchés ». Cet auteur précise « qu'une augmentation ou une diminution soudaine du taux de mortalité affectant toutes les classes d'âge de manière égale n'a pas d'effet sur l'âge-ratio. Même quand le rapport répond à un changement du taux d'accroissement, il existe des circonstances dans lesquelles son évolution est la même pour deux populations, l'une étant en expansion rapide et l'autre étant en extinction ».

Deux populations ayant un taux d'accroissement similaire peuvent donc se révéler à l'analyse très différentes l'une de l'autre. Dans cette étude, on retiendra par exemple en 1976, le cas de Provins et de Witry-les-Reims d'une part et de Cuiry-Housse et de Vaubéron-Le Murger d'autre part. A l'opposé, une composition identique de la partie juvénile de deux populations n'a pas pour corollaire obligatoire un taux d'accroissement équivalent (cas de Cuiry-Housse et de Vaubéron-Le Murger en 1975).

Influence des dates de prélèvements sur la structure des populations exploitées

L'absence d'évolution dans l'âge-ratio des animaux abattus tout au long d'une même saison de chasse dans un territoire où se pratiquent des battues en chaudrons a été constatée par Pépin (1975a). Toutefois, il apparaît que cette constatation ne s'applique que lorsque les premières chasses ne sont pas trop précoces. Dans le cas contraire, comme par exemple à Witry-les-Reims, si les prélèvements commencent durant la phase finale du cycle de reproduction des hases, les levrauts des 2 derniers mois de naissance possibles (voir fig. 4 et tabl. 3) se trouvent sous représentés. Deux phénomènes concourent à cet état de fait. Le premier concerne une baisse de la production « potentielle » de la population par suite de l'élimination de hases gestantes et de hases allaitantes (Pépin, 1977). Le second a trait à l'influence de l'âge au recrutement agissant sur la quantité de levrauts susceptibles d'être prélevables par les chasseurs. Le rapport global existant entre le nombre de jeunes et le nombre d'adultes dépend donc en partie de la date d'ouverture de la chasse.

Pour Cuiry-Housse et Vauvéron-Le Murger, le fait de retarder les prélèvements permet d'augmenter la récolte, le gain étant surtout intéressant au niveau des levrauts issus de la cohorte juillet-août et accessoirement de la cohorte septembre-octobre. Une ouverture de la chasse calquée sur celle de Witry-les-Reims serait catastrophique pour ces deux territoires car, comme nous allons le voir dans le paragraphe suivant, les conditions de vie y sont particulièrement défavorables pour les sujets produits en début de cycle annuel de reproduction.

Hypothèses sur l'influence de certains facteurs

Les populations étudiées sont géographiquement peu éloignées. On peut donc admettre que le rythme de reproduction des adultes composant ces populations est peu différent d'un territoire à l'autre. En conséquence, il est manifeste que le taux de mortalité des levrauts varie grandement d'un lieu à l'autre. On constate par exemple qu'à Vauvéron-Le Murger et à Cuiry-Housse les sujets nés en début de saison de reproduction sont peu représentés dans les tableaux de chasse. Le système agricole basé sur la culture des betteraves et des pommes de terre fait qu'à la fin du mois de mars la majeure partie des terres sont encore en labours. Ces labours se trouvent rabattus en quelques jours seulement. Il en résulte une forte mortalité des levrauts car, comme le remarquent Scarlatescu *et al.* (1967), les dégâts augmentent quand les travaux agricoles coïncident avec l'apparition de jeunes incapables de se sauver. Dans une étude récente Kaluzinski et Pielowski (1976) signalent qu'en mars, la densité maximale de levrauts est enregistrée dans les labours. Ceci renforce donc la remarque précédente.

Au contraire à Witry-les-Reims, les céréales d'hiver et la luzerne servent de milieu d'accueil et favorisent une meilleure survie des levrauts nés à la même époque. Par contre, les cohortes de levrauts nés plus tard sont sous-représentées dans le gibier abattu. Toujours d'après Kaluzinski et Pielowski (1976), la densité des levrauts est maximale dans les champs de luzerne en mai et juin. Les fauches de luzerne à Witry-les-Reims commencent justement en mai. Les auteurs cités ci-dessus précisent que les fauches, qui se répètent quatre à cinq fois par an dans ce type de culture, aboutissent à la destruction systématique d'un levraut sur deux qui y est né. Dans le secteur étudié par ces auteurs les luzernes représentent seulement 8,2 p. 100 de la superficie totale.

Ils constatent cependant que la moitié des pertes totales de levrauts résultant de tous les travaux agricoles est due aux fauches de luzerne. Le pourcentage beaucoup plus élevé de ce type de parcelles à Witry-les-Reims est, de ce point de vue, un facteur très néfaste pour les jeunes levrauts produits pendant toute la période d'exploitation des fourrages.

Pour les animaux prélevés à la chasse à Provins, nous avons souligné précédemment une baisse de l'importance relative de la cohorte des jeunes produits en juillet-août au cours de l'année 1975. Il est à noter que des traitements curatifs des céréales contre les pucerons, n'ayant jamais eu lieu auparavant, ont justement été pratiqués cette année-là à partir de la mi-juin. Cette coïncidence phénologique ne vaut pas une preuve directe mais l'incidence de ces traitements sur la survie des levrauts peut être raisonnablement soupçonnée.

Les conditions climatiques ayant eu lieu durant la période de reproduction sont également très importantes pour expliquer la grandeur des populations de lièvres en automne. Nous n'avons pas abordé ce problème dans le cadre de ce travail car nous ne disposons pas encore d'un stock suffisant de données. En étudiant les tableaux de chasse de *Lepus europaeus* au Danemark entre 1902 et 1946, Andersen (1952) en arrive à conclure qu'il est hautement probable qu'un printemps doux et un été sec favorisent un bon développement de cette espèce-gibier. Il note que les tableaux de chasse les plus faibles coïncident avec des conditions défavorables de température et de précipitations et, dans un cas, avec une épizootie de pseudotuberculose.

Meslow et Keith (1971) puis Bresinski (1976) ont pour leur part effectué des analyses de corrélation très poussées entre de nombreux paramètres biologiques et météorologiques. Les premiers auteurs ont, par exemple, démontré que les variations de la taille des portées de *Lepus americanus* en Alberta se trouvent fortement dépendantes de la température et de l'épaisseur de la neige. Pour Bresinski, une corrélation positive se manifeste chez *Lepus europaeus* en Pologne d'une part entre la densité des populations de lièvres en automne et un indice de précipitation (total des précipitations de juin/total des précipitations d'avril), et d'autre part entre le nombre de jeunes et le nombre d'adultes et la température de l'air et du sol. Mais les résultats obtenus à la suite de ce type de travaux varient en fait d'une étude à l'autre par suite, le plus souvent, de l'utilisation de méthodes de recherches différentes.

Reçu pour publication en juillet 1977.

Remerciements

La bonne marche de ce travail a nécessité la compréhension et l'aide de nombreuses personnes. Qu'il me soit permis de remercier M. de Boisgelin, détenteur du droit de chasse à Provins, et son garde particulier, M. Boulanger ; M. Desouche à Cuiry-Housse, MM. Ferté et Pamart à Vaubéron ; tous les chasseurs de Witry-les-Reims et plus particulièrement M. Dauphinot, leur président, qui n'a pas ménagé ses efforts.

Je n'oublie pas également de remercier chaleureusement tous ceux qui, à des titres divers, ont accepté de me seconder, pour effectuer les contrôles indispensables sur le terrain.

Summary

Structure of hare populations in autumn in different Agrosystems

The hares shot in four different areas were examined and their population structures compared. The essential distinctions concern the habitat and the hunting methods and periods.

The age of hares was estimated by using their eye-lens weight, so that their birth date was determined.

The habitat, the hunting method and the age composition of hare populations influence their sex-structure.

The age-ratio (juveniles/adults) considered by itself is just a general indication. For example two populations with approximately the same age-ratio may have quite different structures of the juvenile class.

The older young hares shot were born in January-February and the younger at the end of September. But the young production is not uniform during the breeding cycle. The « produce » of each cohort changes according to their mortality rate before the beginning of the hunting season. The importance of this mortality is, for a large part, depending on climatic and agricultural factors. The effect of a too early hunting season is to suppress a part of the latter pregnant and suckling females. Consequently, the actual contribution of the last cohort of young hares is reduced.

The control of nearly one thousand and three hundred young hares of less than one year shows that the greatest part of them belong generally to the cohorts of May-June and July-August although one or other of these cohorts may have a deficit for given area during a given year.

Références bibliographiques

- ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA K. A., SZANIAWSKI A., 1972. Studies on the European Hare. XXX. Relationship between the real increase and the yield of Hares in Poland. *Acta theriol.*, **17** (19), 259-265.
- ANDERSEN J., 1952. Fluctuations in the field hare population in Denmark compared with certain climatic factors. *Papers Game Research*, **8**, 41-43.
- ANDERSEN J., JENSEN B., 1972. Studies on the European Hare. XXVIII. The weight of the Eye Lens in European Hares of known Age. *Acta theriol.*, **17** (8), 87-92.
- BOLDENKOV S. V., KRAINEV E. D., GALAKA V. A., 1973. A propos de l'élevage du Lièvre (*Lepus europaeus* PALL.) en Ukraine. *Union Int. Biol. du Gibier. Actes du X^e Congrès*, Paris, 3-7 mai 1971, 471-475.
- BRESINSKI W., 1976. Weather Conditions vs European hare Population Dynamics in Pielowski Z., Pucek Z. *Ecology and management of European hare populations*, Warszawa, 1976, 105-114.
- BROEKHUIZEN S., 1973. Age determination and age composition of hare populations. *Union Int. Biol. du Gibier. Actes du X^e Congrès*, Paris, 3-7 mai 1971, 477-489.
- CAUGLEY G., 1974. Interpretation of age ratios. *J. Wildl. Manage.*, **38** (3), 557-562.
- DAGET J., LE GUEN J. Cl., 1975. Dynamique des populations exploitées de poissons in Lamotte M., Bourlière F. *Problèmes d'écologie. La démographie des populations de vertébrés*. Paris, 1975, 395-443.
- HELL P., HERZ J., 1972. Vergleich der Altersbestimmung der Feldhasen nach dem Gewicht der Augenlinse und nach dem Strohschen Zeichen. *Folia venatoria*, **11**, 32-54.
- HELTAY I., SZEKY E., 1975. Population dynamics of the European hare. *A Vadgazdálkodás Fejlesztése*, 15, füzet : 5, 31 p.
- JEZERSKI W., 1965. Studies on the European Hare. VII. Changes in some elements of the Structure and Size of Population. *Acta theriol.*, **10** (2), 11-25.
- KALUZINSKI J., PIELOWSKI Z., 1976. The effect of technical agricultural operations on the hare population in Pielowski Z., Pucek Z. *Ecology and management of European hare populations*. Warszawa, 1976, 205-211.
- LIKIAVIATCHENE N., 1971. Sur la biologie du lièvre gris dans la R.S.S. de Lithuanie. *Union Int. Biol. du Gibier, X^e Congrès*, Paris, 3-7 mai 1971. Résumé des communications, 603.
- MESLOW E. Ch., KEITH L. B., 1971. A correlation analysis of weather versus snowshoe hare population parameters. *J. Wildl. Manage.*, **35**, 1-15.
- PEPIN D., 1973. Critère d'âge chez le lièvre *Lepus europaeus*. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5** (2), 271-281.
- PEPIN D., 1975a. Exploitation d'une population de lièvres à partir du contrôle des battues de chasse. *Union Int. Biol. du Gibier. XII^e Congrès*, Lisbonne, 20-24 octobre 1975, 15 p.
- PEPIN D., 1975b. L'anoestrus saisonnier du lièvre (*Lepus europaeus*) et sa prise en compte pour fixer la date d'ouverture de sa chasse. *Bull. Office Nat. Chasse, Spécial* n° 4, 127-135.

- PEPIN D., 1977. Phase finale du cycle de reproduction du lièvre. *Lepus europaeus*. *Mammalia*, **41** (2), 221-230.
- PIELOWSKI Z., 1962. Über ökologische Forschungen am Feldhasen in Polen. *Beitr Jagd. Wildforsch.*, Berlin, **2** (55), 41-52.
- PIELOWSKI Z., 1969. Studies on the European Hare. XXII. Sex ratio and weight of hares in Poland. *Acta thériol.*, **14** (8), 119-131.
- PIELOWSKI Z., 1976a. Hunting activity vs. Population dynamics of the European Hare in Pielowski Z., Pucek Z. *Ecology and management of European hare populations*, Warszawa, 1976, 259-263.
- PIELOWSKI Z., 1976b. Number of young born and dynamics of the European Hare Population in Pielowski Z., Pucek Z. *Ecology and management of European hare populations*, Warszawa, 1976, 75-78.
- RIECK W., 1967. Ergebnisse der Untersuchung von Feldhasenstrecken. *Union Int. Biol. du Gibier. Actes du VII^e Congrès*, Beograd-Ljubljana, septembre 1965, 383-388.
- SCARLATESCU G., ALMASAN H., BABUTIA T., BODEA M., DRAGOMIR N., 1967. Recherches sur les pertes de gibier pendant les travaux agricoles. *Union Int. Biol. du Gibier. Actes du VII^e Congrès*, Beograd-Ljubljana, septembre 1965, 321-324.
- SPITTLER H., 1976. Zum Einfluss der Jagdmethode auf den Hasenbesatz in Pielowski Z., Pucek Z. *Ecology and management of European hare populations*, Warszawa, 1976, 255-257.
- TOUSSAINT H., 1967. Influence du mode de chasse sur le rapport des sexes pour la chasse au lièvre. Conséquence sur le taux de reproduction. *Rev. Nat. chasse*, **244**, 21.
- WANDELER I., HUBER W., 1969. Zum Altersaufbau der bernischen Feldhasen bestände im Jahre 1967. *Rev. Suisse Zool.*, **76** (3), 680-686.
-

Influence d'un refroidissement sur les mues, la croissance et le développement de *Galleria mellonella* L.

G. PLANTEVIN

avec la collaboration technique de Madame Christiane NARDON

Laboratoire de Biologie 406,
INSA, 20, avenue Albert-Einstein, 69621 Villeurbanne

Résumé

Des larves d'avant-dernier ou de dernier stade de *G. mellonella* subissent un passage à 0°C ou à 4 °C. Le pourcentage de larves effectuant une mue surnuméraire est fonction de l'âge au moment du traitement et de la durée de ce dernier ; il est maximum pour les chenilles traitées 12 à 24 h après la dernière mue larvaire. Les caractéristiques des larves de stade surnuméraire (largeur des capsules céphaliques, poids lors des mues et en fin de croissance, filage du cocon) diffèrent selon l'âge des animaux soumis au froid, mais elles se distinguent dans tous les cas de celles des animaux de stade surnuméraire obtenus après administration d'hormone juvénile.

Introduction

De nombreux auteurs ont souligné la plasticité de *Galleria mellonella* en ce qui concerne le nombre des mues larvaires : Piepho, 1940 ; Beck, 1960, Sehnal, 1966 ; Anderson et Mignot, 1970. D'autre part Allegret (1963) stabilise cet insecte à l'état larvaire par une alimentation appropriée alors que Krishnakumaran (1972) induit des mues surnuméraires en blessant des chenilles en début de dernier stade. Dans une précédente étude (Plantevin, 1975a) nous avons indiqué qu'un passage de 24 h à la température de 4 °C au cours de l'avant-dernier stade larvaire entraînait l'obtention de mues surnuméraires chez un pourcentage d'individus plus ou moins élevé selon l'âge de l'animal au moment du traitement. Depuis cette date Cymborowski et Bogus (1976) et Pipa (1976) ont montré l'influence semblable d'un bref refroidissement à 0° au cours du dernier stade larvaire.

Le but du présent travail est de déterminer le moment le plus favorable au déclenchement des mues surnuméraires au cours des deux derniers stades larvaires, de préciser la durée optimum du choc thermique et de comparer certaines caractéristiques des larves surnuméraires à celles des témoins.

Matériel et méthodes

1. — Animaux

Les modalités de l'élevage de *G. mellonella* ayant été décrites avec précision par ailleurs (Plantevin, 1975a) nous rappellerons seulement les conditions essentielles : température 27,5 °C, humidité relative 70 p. 100, obscurité permanente, nourriture composée de cire et pollen. Pour tous les essais rapportés ici, les larves ont été triées à partir de l'élevage de masse peu avant l'avant-dernière ou la dernière mue larvaire et maintenues isolément en boîtes de Pétri. Seules les larves présentant normalement huit stades ont été retenues.

2. — Refroidissement

a) Passage à 4 °C.

Les plateaux supportant les boîtes de Pétri contenant les larves sont placés dans une pièce réfrigérée (température 4 °C). Ils sont laissés pendant la durée choisie pour l'expérience (1 à 24 h) puis passent 1 h à la température ambiante (22 °C environ) avant d'être remis à 27,5 °C.

b) Passage à 0 °C.

Dans quelques cas, afin de comparer nos résultats avec ceux de Cymborowski et Bogus (1976) et Pipa (1976), des larves sont placées dans des boîtes de Pétri posées depuis 15 mn sur de la glace fondante ; le tout est transporté dans une pièce réfrigérée (4 °C) pendant la durée choisie (1 à 4 h). Les animaux séjournent ensuite 1 h à la température ambiante avant d'être remis à 27,5 °C.

3. — Caractères étudiés

a) Largeur des capsules céphaliques.

Seule la plus grande largeur a été prise en considération. Elle est mesurée au micromètre oculaire monté sur une loupe binoculaire Leitz et exprimée en centièmes de millimètres.

b) Poids des larves.

Les larves sont observées deux fois par jour et pesées avant et après l'ecdysis. Le poids retenu est le plus faible car le plus proche du poids effectif au moment de l'exuviation. Le poids maximum atteint en fin de croissance larvaire est déterminé par pesée quotidienne.

Résultats

1. — Influence de la durée du refroidissement

Lors de nos premières expériences les larves étaient placées 24 h à + 4 °C. Si les mues surnuméraires étaient assez fréquentes, la mortalité était variable mais

toujours élevée atteignant parfois 60 p. 100. Nous avons donc diminué la durée du séjour au froid et le tableau 1 indique les pourcentages de larves effectuant une mue surnuméraire en fonction du temps de refroidissement, pour les chenilles du dernier stade. Il faut un minimum de 2 h 30 mn pour obtenir un effet. Ce dernier augmente progressivement et atteint son maximum pour une durée de 10 h. Au-delà, le pourcentage de mues surnuméraires obtenues n'augmente plus mais la mortalité inférieure à 15 p. 100 pour les temps de séjour inférieurs à 12 h augmente rapidement au-delà.

TABLEAU 1

Pourcentages de larves surnuméraires obtenues en fonction de la durée du séjour au froid et de l'âge des larves au moment du refroidissement

Durée du passage à + 4 °C

		Age en heures à partir de la dernière ecdysis larvaire				
		0-6	6-12	12-24	24-36	36-48
10 h	n. l.	25	38	40	31	25
	n. m.	3	14	28	4	2
	p. 100	12	36,8	70	12,9	8
5 h	n. l.	48		39	25	24
	n. m.	2		18	1	0
	p. 100	4,2		46,2	4	0
2 h 30	n. l.	42		30	25	15
	n. m.	0		2	0	0
	p. 100	0		6,7	0	0
1 h	n. l.	24		28	15	16
	n. m.	0		0	0	0
	p. 100	0		0	0	0

		Age en heures à partir de l'avant-dernière ecdysis larvaire			
		0-24	24-48	48-60	60-72
10 h	n. l.	120	30	70	30
	n. m.	54	12	42	16
	p. 100	45	40	60	53,3

n. l. : nombre de larves soumises au froid.
n. m. : nombre de larves effectuant une mue surnuméraire.
p. 100 : pourcentage de larves effectuant une mue surnuméraire.

2. — Influence de l'âge des larves au moment du traitement

Les résultats sont également portés sur le tableau 1.

a) Larves du dernier stade.

Si les larves sont sensibles au froid dès l'ecdysis, les résultats montrent à l'évidence que la sensibilité augmente rapidement pour atteindre un maximum entre 12 et 24 h après la mue. Elle décroît ensuite très rapidement. Au-delà de 48 h nous n'avons pratiquement jamais observé de mue surnuméraire.

Nous retrouvons le même phénomène, quelle que soit la durée d'exposition au froid mais il est d'autant plus net que les pourcentages de mues surnuméraires sont plus importants.

b) *Larves de l'avant-dernier stade.*

Les animaux restent sensibles pendant toute la durée du stade (un peu moins de 4 j en moyenne) avec un maximum pour les chenilles âgées de 48 à 60 h par rapport à l'avant-dernière ecdysis. Le pourcentage de mues surnuméraires obtenues est alors légèrement inférieur à celui obtenu au moment du maximum de sensibilité pour les larves du dernier stade.

3. — *Caractéristiques des larves surnuméraires*

Trois lots ont été étudiés : ils correspondent à des larves ayant effectué un séjour de 10 h à 4 °C et âgées respectivement au moment du traitement :

lot A : 0 à + 24 h par rapport à l'avant-dernière ecdysis ;

lot B : + 48 à + 72 h par rapport à l'avant-dernière ecdysis ;

lot C : + 6 à + 24 h par rapport à la dernière ecdysis.

Dans chaque cas la taille des échantillons a été suffisante pour traiter séparément mâles et femelles. Les résultats sont portés sur les tableaux 2 (lots A et B) et 3 (lot C). Sur ce dernier tableau (partie inférieure) figurent également les caractéristiques correspondantes d'un lot témoin maintenu à 27,5 °C (lot T).

a) *Lots A et B.*

Nous pouvons constater que les deux lots sont comparables à l'antépénultième stade (dimension des capsules céphaliques). A la mue suivant le passage au froid, si les poids des larves sont encore similaires, les capsules céphaliques des larves du lot B sont significativement plus grandes que celles du lot A, tant pour les mâles que pour les femelles ; elles sont de la même taille que celles des témoins ($p > 0,20$) (tabl. 2). Cette différence significative se retrouve pour les capsules céphaliques des larves de stade surnuméraire, mais aussi pour les poids au moment de la dernière ecdysis et en fin de croissance.

Dans le cas des individus en début de stade au moment du choc thermique, la mue surnuméraire entraîne l'apparition d'une capsule céphalique plus grande que chez les témoins, mais ne permet pas une croissance pondérale normale : les animaux traités ont un poids maximum très nettement inférieur à celui des témoins ($p < 0,001$). Au contraire, pour les larves ayant dépassé le milieu du stade lors du refroidissement, la mue surnuméraire se traduit non seulement par une augmentation encore plus marquée de la taille des capsules céphaliques, mais également par une croissance pondérale significativement supérieure à celle des témoins.

b) *Lot C.*

Chez les larves soumises au froid en début de dernier stade, les capsules céphaliques des animaux de stade surnuméraire sont plus grandes que celles des témoins de dernier stade normal ; elles sont intermédiaires entre celles des lots A et B (stade 9)

TABLEAU 2

Caractéristiques des larves surnuméraires obtenues après séjour de 10 h à + 4°C

			Largeur des capsules céphaliques (0,01 mm)				Poids au moment des ecdysis (mg)			
			6 ^e St.	7 ^e St.	8 ^e St.	9 ^e St. (S)	6 ^e E.	7 ^e E.	8 ^e E.	PM
Lot A	28 ♂	$\bar{x}$	109,93	144,21	171,86	207,86	21,57	37,47	73,29	112,14
		Ex	102-117	130-160	153-188	193-218	16,2-29,4	24,6-57,0	54-94	60-150
		S ²	22,439 2	113,507 9	83,978 8	64,127 0	12,496 9	90,824 3	113,989 4	591,089 9
		C. V.	4,309	7,388	5,332	3,853	16,388	25,433	14,568	21,680
	26 ♀	$\bar{x}$	110,15	147,39	181,31	221,23	21,34	46,79	90,85	154,00
		Ex	95-120	131-166	158-193	208-231	15,2-28,7	26,3-68,0	67-114	92-193
		S ²	47,495 4	111,446 2	109,981 5	48,184 6	19,413 7	153,785 4	169,575 4	1 233,120 0
		C. V.	6,256	7,163	5,784	3,138	20,649	26,507	14,334	22,802
	♂ et ♀ A		—	—	+	+	—	+	+	+
	28 ♂	$\bar{x}$		143,21	191,21	222,64		36,84	79,43	149,50
		Ex		130-156	167-215	203-238		25,0-58,4	47-112	105-188
		S ²		89,952 4	165,952 4	86,015 9		93,455 1	315,957 7	512,259 3
		C. V.		6,622	6,737	4,166		26,241	22,379	15,139
Lot B	30 ♀	$\bar{x}$		151,300	200,57	234,87		45,07	107,23	213,60
		Ex		130-168	178-213	220-255		24,9-65,2	70-138	178-251
		S ²		92,562 1	71,357 5	54,533 3		138,247 1	292,943 7	407,489 7
		C. V.		6,359	4,212	3,144		26,088	15,961	9,451
	♂ et ♀ B			+	+	+		+	+	+
	♂ A et B			—	+	+		—	—	+
	♀ A et B			—	+	+		—	+	+

Lot A : larves âgées de 0 à 24 h par rapport à l'avant-dernière ecdysis larvaire, au moment du traitement.

Lot B : larves âgées de 48 à 72 h par rapport à l'avant-dernière ecdysis larvaire au moment du traitement.

6^e St., 7^e St., ... : sixième stade, septième stade... 9^e St. (S) : neuvième stade (stade surnuméraire). 6^e E., 7^e E., ... : sixième ecdysis, septième ecdysis... PM : poids

maximum. $\bar{x}$: moyenne. Ex : valeurs extrêmes observées. C. V. : coefficient de variation : $C. V. = \frac{S^2}{\bar{x}} \times 100$. ♂ et ♀ A : comparaison entre les moyennes des mâles et des femelles du lot A. ♂ A et B : comparaison entre les moyennes des mâles des lots A et B. + : différence significative au risque 0,05. — : différence non significative au risque 0,05.

TABLEAU 3

Caractéristiques des larves surnuméraires obtenues après séjour de 10 h à + 4°C

118

		Largeur des capsules céphaliques (0,01 mm)				Poids au moment des ecdysis (mg)			
		6 ^e St.	7 ^e St.	8 ^e St.	9 ^e St. (S)	6 ^e E.	7 ^e E.	8 ^e E. (S)	PM
Lot C	24 ♂	$\bar{x}$	145,58	186,33	213,75		53,00	74,08	144,75
		Ex	136-158	179-191	201-226		42-66	59-83	112-163
		S ²	53,297 1	17,101 5	66,978 0		65,739 1	46,166 7	205,239 1
		C. V.	5,015	2,219	3,829		15,298	9,172	9,867
	34 ♀	$\bar{x}$	150,18	194,59	224,24		60,35	95,65	192,59
		Ex	133-173	186-206	203-237		48-92	59-115	157-235
		S ²	108,028 5	28,976 8	52,912 7		213,871 7	199,992 9	557,219 2
		C. V.	6,921	2,766	3,244		24,231	14,785	12,257
	♂ et ♀ C		—	+	+		+	+	+
	♂	$\bar{x}$	103,37	145,58	190,75	20,13	53,94		134,43
		Ex	90-118	133-163	175-203	11,4-43,1	30,6-76,0		90-191
		S ²	46,755 5	44,301 6	65,908 5	42,287 5	77,592 7		653,150 6
		C. V.	6,615	4,572	4,256	32,311	16,330		19,011
Lot T	♂	n	74	74	72	73	73		30
	♀	$\bar{x}$	103,63	148,92	200,97	21,51	64,47		187,51
		Ex	90-118	125-163	180-218	11,5-42,7	42,1-90,0		113-248
		S ²	51,758 8	57,514 1	76,399 2	32,382 1	130,573 0		1 088,479 0
	♀ C et T	C. V.	6,943	5,093	4,349	26,459	17,723		17,395
		n	72	72	71	72	72		37
	♂ et ♀ T		—	+	+	—	+		+
	♂ C et T		—	+			—		—
	♀ C et T		—	+			—		—

Lot C : larves âgées de 6 à 24 h par rapport à la dernière ecdysis au moment du traitement.

Lot T : larves n'ayant pas subi de passage au froid.

Abréviations : cf. tableau 2.

n : dimension de l'échantillon.

G. PLANTEVIN

mais beaucoup plus proches des premières (la différence est significative pour les mâles mais non pour les femelles). Ces larves présentent une croissance pondérale leur permettant d'atteindre un poids maximum comparable à celui des témoins (la supériorité observable sur le tableau n'est pas significative). Les animaux du lot C se distinguent donc à la fois des individus du lot A et de ceux du lot B.

4. — *Influence du refroidissement sur le filage*

Le choc thermique entraîne chez les larves surnuméraires une très forte inhibition du filage : 13 p. 100 des individus dans le lot B et 9 p. 100 dans le lot C tissent un cocon ; encore est-il beaucoup plus mince que normalement dans un tiers environ des cas. En ce qui concerne le lot A l'inhibition est totale.

Chez les larves ayant subi le traitement au froid mais ne présentant pas de mue surnuméraire on observe également une telle inhibition mais un peu moins marquée (5,6 p. 100 des chenilles en A, 16,2 p. 100 en B et 11 p. 100 en C filent un cocon).

Discussion

1. — *Sensibilité de la souche utilisée*

La souche de *G. mellonella* utilisée par Pipa (1976) présente 89 p. 100 de larves surnuméraires pour un passage de 30 mn à 0 °C, alors que celle de Cymborowski et Bogus (1976) n'autorise un pourcentage comparable que pour les durées au moins égales à 2 h, toujours à 0 °C ; le maximum est atteint pour 3 h. Dans ce cas un nombre important de larves effectue deux mues surnuméraires et le pourcentage ainsi obtenu atteint 135 p. 100. Le plus fort pourcentage enregistré avec notre souche étant 70 p. 100, il nous a paru nécessaire de vérifier si cette moindre sensibilité était effective ou seulement consécutive aux différences de méthode. Des larves en début de dernier stade (0 à 36 h) ont donc été placées à 0 °C pendant 1, 2, 3 ou 4 h : le pourcentage maximum de mues a été observé après séjour de 3 h au froid mais il n'est que de 65 p. 100. Il semble donc bien établi que la souche de *G. mellonella* utilisée dans nos expériences est moins sensible que celle de Cymborowski et Bogus (1976), elle-même moins sensible que celle de Pipa (1976). On retrouve ce même caractère si on considère la durée de la période sensible. Elle est limitée à 48 h dans notre cas alors que les auteurs ci-dessus observent encore respectivement 10 p. 100 de mues surnuméraires pour des larves du 3^e j, et 25 p. 100 pour des individus du 4^e j.

Nous avons obtenu, dans la plupart des cas, quelques larves présentant deux stades surnuméraires, mais le pourcentage en est inférieur à 4 p. 100 des animaux soumis au froid, sauf pour les larves âgées de 48 à 60 h au moment du choc thermique où il atteint 9 p. 100. Ces valeurs confirment la plus grande sensibilité des larves de cet âge.

2. — *Caractéristiques des larves surnuméraires*

Les larves subissant une mue supplémentaire après traitement par le froid se distinguent des larves surnuméraires obtenues par administration d'hormone juvénile ou de certains mimétiques (Plantevin, 1975b) par plusieurs caractères :

— le poids au moment de l'ecdysis surnuméraire est nettement moins élevé : 93,81 mg pour les larves du lot B (mâles et femelles réunis) au lieu de 120,94 à 149,98 mg selon la substance utilisée ;

— le poids maximum est toujours inférieur : 182,66 mg pour les individus du lot B, contre 202,14 à 288,39 mg en fonction du produit administré ;

— le filage est en général totalement inhibé alors que le cocon des larves surnuméraires obtenues après action hormonale est plus important que chez les témoins.

Il est donc évident que les résultats obtenus par les deux méthodes ne sont pas identiques. Les larves des deux catégories présentent cependant des caractéristiques communes, telles la dimension de la capsule céphalique ou la pigmentation du prothorax. De plus, bien que se prolongeant un peu plus longtemps vis-à-vis de l'hormone juvénile, la période de sensibilité maximum du dernier stade se situe peu après l'ecdysis. Le choc thermique mime donc, dans une certaine mesure, un traitement hormonal. Les expériences d'implantation de cerveau associées ou non à des allatectomies (Granger et Sehnal, 1974 ; Sehnal et Granger, 1975), confirmées par les travaux de Pipa (1977) montrent l'importance prépondérante des corpora allata dans le mécanisme de déclenchement des mues surnuméraires chez *G. mellonella*. Cependant, les résultats de Pipa (1976) concernant les applications d'Altosid (un analogue de l'hormone juvénile) suggèrent que les effets du refroidissement et de l'hormone sont additifs et peuvent impliquer des mécanismes différents. Cela expliquerait les analogies mais aussi les divergences observées entre les deux modes de traitement.

Quant à la perte de la possibilité de filage elle pourrait être due à une action directe de destruction des glandes ou de leur canal (Cymborowski et Bogus, 1976). En effet, les modifications de l'environnement hormonal ne semblent pas affecter la capacité de filage (Sehnal et Schneiderman, 1973).

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Influence of a cold treatment on the moults, growth and development of Galleria mellonella L.

Larvae of the penultimate or last instar of *G. mellonella* are submitted to a cooling at 0 °C or 4 °C. The percentage of larvae showing a supernumerary moult depends on their age at the period of treatment and on the length of the latter ; the highest percentage is observed for the caterpillars treated 12 to 14 hours after the last larval moult. The characteristics of the larvae showing a supernumerary stage (width of the head capsule, weight at moult time and at the end of the growth, cocoon spinning) differ according to the age of the animals submitted to the cold, but are different in all cases from those of the animals of the supernumerary stage obtained after administration of juvenile hormone.

Références bibliographiques

- ALLEGRET P., 1963. Stabilisation prolongée de l'état larvaire chez la fausse teigne des ruches *Galleria mellonella* sous l'action des facteurs alimentaires : établissement expérimental d'un état d'entretien. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **257**, 1873-1876.

- ANDERSON M. A., MIGNOT E. C., 1970. The number of larval instars of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (Lepidoptera : Pyralidae), with characters for the identification of instars. *J. Georgia Entomol. Soc.*, **5**, n° 2, 65-68.
- BECK S. D., 1960. Growth and development of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (L.) (Lepidoptera : Galleriidae). *Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, **49**, 137-148.
- CYMBOROWSKI B., BOGUS M. J., 1976. Juvenilizing effect of cooling on *Galleria mellonella*. *J. Insect Physiol.*, **22**, 669-672.
- GRANGER N. A., SEHNAL F., 1974. Regulation of larval corpora allata in *Galleria mellonella*. *Nature, Lond.*, **251**, 415-417.
- KRISHNAKUMARAN A., 1972. Injury induced molting in *Galleria mellonella* larvae. *Biol. Bull.*, **142**, 281-292.
- PIEPHO H., 1940. Über die Hemmung der Virpuppung durch corpora allata. Untersuchungen an der Wachsmotte *Galleria mellonella* L. *Biol. Zbl.*, **60**, 367-393.
- PIPA R. L., 1976. Supernumerary instars produced by chilled wax moth larvae : endocrine mechanisms. *J. Insect Physiol.*, **22**, 1641-1647.
- PIPA R. L., 1977. Do the brains of wax moth larvae secrete an allatotropic hormone ? *J. Insect Physiol.*, **23**, 103-107.
- PLANTEVIN G., 1975a. Contribution à l'étude de la biologie de *Galleria mellonella* ; mues, croissance et développement. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7**, 365-397.
- PLANTEVIN G., 1975b. Contribution à l'étude de la biologie de *Galleria mellonella*. Influence de l'hormone juvénile et de certains de ses mimétiques au niveau de l'organisme entier. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7**, 441-476.
- SEHNAL F., 1966. Kristisches Studium der Bionomie und Biometrik der in Verschiedenen Lebensbedingungen gezüchteten Wachsmotte, *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera). *Z. wiss. Zool.*, **174**, 53-82.
- SEHNAL F., GRANGER N. A., 1975. Control of corpora allata fonction in larvae of *Galleria mellonella*. *Biol. Bull.*, **148**, 106-116.
- SEHNAL F., SCHNEIDERMAN H. A., 1973. Action of the corpora allata and of juvenilizing substances on the larval pupal transformation of *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera). *Acta entomol. bohemoslov.*, **70**, 289-302.
-

Inorganic nutrients in natural and artificial food of *Dacus oleae* larvae (Diptera : Tephritidae)

A. G. MANOUKAS, A. GRIMANIS et B. MAZOMENOS

Department of Biology and Chemistry,
Nuclear Research Center « Demokritos »,
Athens, Greece

Summary

Certain inorganic nutrients contained in the natural and artificial food of *Dacus oleae* larvae were determined by neutron activation analysis and spectrophotometry. The content of sodium, potassium, calcium, magnesium, manganese, iron, zinc, copper and phosphorus was reported for the olive fruit mesocarp at three stages of maturity, brewer's yeast, soybean hydrolysate and roasted peanuts. Several differences were found between the inorganic nutrient content of the natural food (olive fruit) and artificial diet of *D. oleae* larvae. The differences which may be important in the nutrition and metabolism of this insect were estimated and discussed.

Introduction

The work reported here is part of a study of nutrition and metabolism of the olive fruit fly, *Dacus oleae*. Its primary aim is to obtain information on the nutritional composition of the natural food (olive fruit mesocarp) and of the ingredients used in artificial diets (brewer's yeast, soybean protein hydrolysate and roasted peanuts) of *D. oleae* larvae, as well as the effect upon the chemical composition of the naturally and artificially reared *D. oleae*. Parts of this study have been reported by Manoukas (1972a, b, c, 1975) and Manoukas *et al.* (1973).

The present work reports the composition of the olive fruit mesocarp and of the ingredients used in artificial diets in Na, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Zn, Cu and P. These minerals are among the essentials for the nutrition of *D. oleae*. In addition marking of insects has been reported with dietary manganese (Monroe, 1968). Na, K, Ca, Mg and Mn were determined by neutron activation analysis (NAA), Fe, Zn and Cu by atomic absorption spectrophotometry (AAS) and P by the method suggested by the Official Association of Agricultural Chemists (AOAC, 1965).

Although NAA is well recognized as an analytical method today, spectrophotometry was also used as a standard method to evaluate the results obtained by NAA for Na, K, Ca, Mg and Mn because of problems encountered with this method when samples especially of olive fruit were used fresh or in some other ways for analysis. The methods of preparation of samples for NAA reported here are those which gave results equivalent to those obtained with AAS.

Materials and methods

Plant Material

Olive fruits collected from the Greek variety Megaritiki of *Olea europaea* L. were used in this study. A description of the ecology and characteristics of this variety is given by Anagnostopoulos (1939). Fruits were collected from Koropi on the 28th of July, 24th of September and 27th of November in 1970. The same trees were used for all collections. The dates correspond approximately to the period of time during which olive fruits are attacked by *Dacus oleae* (Gmelin). The trees sampled were not irrigated, fertilized, or regularly cultivated. Collection of fruit was made randomly from three to five trees of each variety. An effort was made to obtain olive fruits of the same size and color and presumably of the same stage of development. Olive fruit mesocarp was used in all analyses. Brewer's yeast was obtained from Fix Co., Greece, soybean protein hydrolysate from Nutritional Bioch, Corp. USA, and roasted peanuts from the local market.

Proximate Analysis

Moisture and ash were determined according to the procedures described in the Official Association of Agricultural Chemists (AOAC, 1965). Nitrogen contents were determined by using a Coleman automated Nitrogen Analyzer Model 29 or a micro-Kjeldahl apparatus. Lipid contents were determined according to the procedure of Folch *et al.* (1957).

Preparation of samples for Neutron Activation Analysis and Standards for Irradiation

The application of instrumental NAA for determining the five minerals reported here was done according to the procedures described by Grimanis (1973). A synthetic standard mixture was prepared. The concentrations of the elements in the standard solution in $\mu\text{g/ml}$ were as follows : Na 1 720, K 4 500, Ca 1 500, Mg 1 800 and Mn 14.0. Prior to analysis olive fruit mesocarp was defated and oven dried. This was necessary since use of olive mesocarp in its fresh state presented many problems during NAA which resulted in erroneous and variable results, when compared to AAS method.

When olive fruit mesocarp ash was used for analysis by NAA results were also comparable to those obtained by AAS.

Yeast, soybean and peanuts were used in the state in which they were received from the supplier. The size of the sample used were between 100 and 200 mg. All neutron irradiation samples were carried out in the « Demokritos » Swimming-pool reactor of the Nuclear Research Center using the pneumatic transfer (rabbit) system (thermal neutron flux density $1.2 \times 10^{13} \text{ ncm}^{-2} \cdot \text{sec}$). Each sample was placed in a polyethylene vial ($10 \times 30 \text{ mm}$). An aliquote (0.25 ml) of the mixed standard solution was pipetted into an identical polyethylene vial. The vials were heat sealed, wrapped in plastic sheets and irradiated for 1 min. Due to short half life of the induced activity of Calcium-49 (T $1/2$: 8.80 min) and of Magnesium-27 (T $1/2$: 9.45 min) only three

feed samples and one standard sample were irradiated at a time. Three to ten samples were used in all other cases.

Gamma-ray spectrometry was carried out with a 37 cm³ ORTEC Ge(Li) detector connected to a 4 000 channel Inter technique analyzer. The analyzer was coupled with an Ampex magnetic tape memory system. The magnetic tape output was fed to the CDC 3 300 computer of the « Demokritos » Center. The data were processed using the routine activation analysis computer program « ACTANAL » (Bock-Werthmann *et al.*, 1974).

About 5 min after the end of irradiation each feed sample was counted for 2 min on the Ge (Li) detector. Irradiated standards were also measured for 2 min on the same detector. The γ -ray of ²⁷Mg at 844 KeV interferes with the counting of ⁵⁶Mn which has γ -ray at 847 KeV. For this reason the estimation of Mg itself was made by using the γ -ray photopeak of Mg at 1 014, while that of Mn by using the γ -ray photopeak of Mn at 1 811 KeV. After counting the area under the photopeak corresponding to the γ -ray energies (Adams and Fems, 1969) of Mg at 1 014 KeV, of ²⁴Na at 1 368 KeV, of ⁴²K at 1 525 KeV, of ⁵⁶Mn at 1 811 KeV and of ⁴⁹Ca at 3 083 KeV, the data was processed by the CDC 3 300 computer.

Preparation of samples for Atomic Absorption Spectrophotometry

Olive fruit mesocarp, brewer's yeast soybean protein hydrolysate and peanut samples of approximately 2 to 5 g were used in all analyses. Five to ten samples were used for each ingredient. Each sample was digested for 24 h in a 100 ml micro-kjeldahl flask with 4 ml 7 : 1 concentrated perchloric to sulfuric acid and 15 ml nitric acid. After digestion the ash was diluted to 10 ml concentrated HCl, filtrated and the solution was made up to 100 ml with distilled water.

The elements of Ca, Mg, Mn, Fe, Zn and Cu were determined by using a Perkin Elmer atomic absorption spectrophotometer 303 (flame) at 422.7, 285.2, 279.5, 248.3, 213.9 and 325 millimicrons, respectively against standards according to the instruction of the manufacturer's Manual. The elements of Na and K were determined by using a spectrophotometer Beckman Du G 2 400 at 768 and 589 millimicrons respectively.

Preparation of samples for phosphorus determination

Samples were prepared according to the procedure described by AOAC (1965).

Results and discussion

The proximate analyses of the olive fruit mesocarps, brewer's yeast, soybean protein hydrolysate and peanuts are presented in table 1 and illustrate the proportions of the various components of these substances. The increase of ash and oil in olive fruit with the increase of the age of the fruit may be important for normal development of the larva.

Table 2 presents the Na, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Zn, Cu and P composition of « Megaritikiki » variety at three stages of maturity. Results obtained with spectrophotometry were in general agreement with the results obtained by NAA. However when fresh

TABLE 1

Proximate analysis of Megaritiki olive fruit mesocarp at three stages of maturity (Attiki, Greece), brewer's yeast (Fix Co., Athens, Greece), soybean protein hydrolysate (Nutritional Bioch. Corp., Ohio, USA) and roasted peanuts (Athens, Greece)

Component p. 100	Olive fruit ⁽¹⁾			Brewer's yeast	Soybean	Peanuts
	Stage I	II	III			
Moisture	72.2	70.7	64.4	8.4	8.6	8.2
Lipids	4.3	16.1	21.8	1.7	4.9	49.8
Protein (N × 6.25)	1.2	1.3	1.4	53.2	59.8	24.8
Ash	1.0	1.3	1.6	7.2	9.8	2.3

⁽¹⁾ Collected July 28, (stage I), September 24 (stage II) and November 27 (stage III).

TABLE 2

Inorganic nutrients determined in the olive fruit mesocarp at three stages of maturity (mg p. 100 g fresh weight ± SEM ⁽¹⁾)

Element ⁽²⁾	Olive fruit mesocarp		
	Stage I	Stage II	Stage III
Na	4.97 ± 0.2	4.57 ± 0.3	3.20 ± 1.0
K	322.69 ± 4.0	406.07 ± 13.2	457.19 ± 6.1
Ca	40.92 ± 1.9	36.32 ± 0.8	33.15 ± 0.7
Mg	18.86 ± 1.0	19.82 ± 0.7	12.49 ± 5.5
Mn	0.19 ± 0.0	0.18 ± 0.1	0.13 ± 0.0
Fe	1.43 ± 0.2	1.45 ± 0.3	1.22 ± 0.1
Zn	0.78 ± 0.1	0.62 ± 0.0	0.71 ± 0.1
Cu	0.01 ± 0.0	0.03 ± 0.0	0.01 ± 0.0
P	39.74 ± 5.7	42.60 ± 4.2	51.13 ± 4.9

⁽¹⁾ Mean and standard error of the mean (SEM).

⁽²⁾ Na, K, Ca, Mg and Mn were determined by neutron activation analysis, Fe, Zn and Cu by atomic absorption spectrophotometry and P by AOAC Methods (1965).

olive fruit was used for NAA results were not in agreement with those of spectrophotometry. In this case defatted olive fruit gave equivalent results. The results of table 2 show that K constitutes approximately 80 p. 100 of the elements determined and approximately 30 p. 100 of the total ash content. On the contrary, these percentages are approximately 1 and 0.3 for Na and 10 and 3 for P. In addition the Ca to P ratio decreases from 1.0 in the stage I to 0.6 in the stage III. These changes may be important for larval nutrition. Of the elements determined K and P seems to increase and Na and Ca to decrease with the age of the fruit. The results of this table are in general agreement with preliminary results reported by Papastamataki (1971) for the variety « Conservolia ». Mg constitutes 0.9 to 1.5 p. 100 of ash and among the trace elements determined Fe was found in the highest proportion and Cu in the lowest.

Table 3 presents the inorganic elements for brewer's yeast, soybean protein hydrolysate and roasted peanuts. The content of the same elements calculated from the composition of the artificial diets used for *D. oleae* larvae is also included in this

TABLE 3

*Inorganic nutrients determined in brewer's yeast,
soybean protein hydrolysate and roasted peanuts (mg p. 100 g $\pm$ SEM ⁽¹⁾)
and those calculated for larval diet N and PF (mg p. 100 g)*

Element ⁽²⁾	Yeast	Soybean	Peanuts	Diet ⁽³⁾	
				N ⁽⁴⁾	PF ⁽⁵⁾
Na	25.7 $\pm$ 5.0	2 680.7 $\pm$ 162.9	3.3 $\pm$ 0.6	82.5	82.4
K	1 878.9 $\pm$ 295.7	2 451.4 $\pm$ 408.9	720.4 $\pm$ 72.3	257.7	214.5
Ca	404.1 $\pm$ 48.5	106.5 $\pm$ 28.3	51.6 $\pm$ 17.5	36.6	33.5
Mg	318.7 $\pm$ 76.4	194.7 $\pm$ 112.6	174.6 $\pm$ 14.3	40.2	29.7
Mn	2.4 $\pm$ 0.1	2.2 $\pm$ 0.2	0.4 $\pm$ 0.1	0.3	0.2
Fe	17.5 $\pm$ 2.30	8.5 $\pm$ 1.3	2.3 $\pm$ 0.2	1.7	1.6
Zn	12.0 $\pm$ 0.93	1.3 $\pm$ 0.1	2.3 $\pm$ 0.1	1.1	0.9
Cu	2.5 $\pm$ 0.10	2.0 $\pm$ 0.1	3.5 $\pm$ 0.2	0.5	0.2
P	1 832.2 $\pm$ 127.1	1 495.9 $\pm$ 164.7	474.4 $\pm$ 32.6	210.7	182.3

⁽¹⁾ Mean and standard error of the mean (SEM).

⁽²⁾ Na, K, Ca, Mg and Mn were determined by neutron activation analysis, Fe, Zn and Cu by atomic absorption spectrophotometry and P by AOAC Methods (1965).

⁽³⁾ K-sorbate used as preservative contributes 14 mg p. 100 g diet and cellulose and water less than 5 mg p. 100 g of the first four elements.

⁽⁴⁾ Reported by Tzanakakis (1970).

⁽⁵⁾ Reported by Manoukas (1975).

table. Yeast is rich in K, Ca, Mg and P, soybean in Na, K and P and peanuts in K. All three ingredients are good sources of trace elements as compared to the olive fruit. A comparison of the inorganic nutrients determined in the natural food of *D. oleae* larvae (table 2, stage II) with those calculated for the artificial diet N and PF (table 3, last two columns) reveals certain differences which may be important in larval nutrition and metabolism. Thus the natural food contains 65 p. 100 more K and 33 p. 100 more P than the artificial diet PF. On the contrary olive fruit contains seventeen times less Na, than the artificial diets. Further more while the ratio of Ca to P in the natural food (stage II) of *D. oleae* larvae is 0.9 that of artificial diet is only 0.2. The influence of those differences on the nutrition and metabolism of *D. oleae* larvae need further investigation.

Conclusions

The results of this paper support the following conclusions.

1) The inorganic nutrients Na, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Zn, Cu and P were determined in the natural (olive fruit) and artificial food of *D. oleae* larvae by neutron activation analysis and spectrophotometry. The results are reported and compared.

2) Potassium content of the olive fruit constitutes approximately 80 p. 100 of the elements determined and 30 p. 100 of the total ash content. Na and P were found in very low levels. It seems that K and P increased and Na and Ca decreased with the age of the fruit. Ca to P ratio decreases from 1.0 to 0.6 with the age of the fruit.

3) The natural food of *D. oleae* larvae contained 65 p. 100 more K, 33 p. 100 more P and seventeen times less Na than the artificial food. In addition, the Ca to P ratio was 0.2 for the artificial diet compared to 0.9 for the olive fruit.

4) The differences found may be important for the nutrition and metabolism of *D. oleae* larvae.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Acknowledgment

We wish to thank Dr. A. Souliotis and his staff, Analytical Laboratory, Department of Chemistry, N. R. C. « Demokritos » for doing some of the analyses and the staff of Soil Sciences Department for using its facilities.

Résumé

Éléments nutritifs inorganiques dans la nourriture naturelle et artificielle destinée aux larves du Dacus oleae (Diptera, Tephritidae)

Certains éléments nutritifs inorganiques, contenus aussi bien dans la nourriture naturelle qu'artificielle des larves de *Dacus oleae*, ont été déterminés par l'activation nucléaire et la spectrophotométrie. Le contenu de ces nourritures en sodium, potassium, calcium, magnésium, manganèse, fer, zinc, cuivre et phosphore est publié en ce qui concerne le mésocarpe du fruit de l'olivier à trois stades de sa maturité, la levure de bière, la protéine hydrolysée de soja et les cacahuètes cuites. Certaines différences apparaissent entre les éléments nutritifs inorganiques de la nourriture naturelle (fruit de l'olivier) et de la nourriture artificielle destinées aux larves de *Dacus oleae*.

Les différences qui peuvent être importantes pour la nutrition et le métabolisme de l'insecte ont été calculées et discutées.

Références bibliographiques

- ADAMS F., FEMS R., 1969. A compilation of precisely determined gamma-transition energies of radionuclides produced by reactor irradiation. *J. Radioanal. Chem.*, **3**, 99.
- ANAGNOSTOPOULOS P. T., 1939. The varieties and the ecology of the olive tree in Greece. *Agr. Coll. Bull.*, Athens.
- ASS. OFF. AGRIC. CHEMISTS, 1965. Methods of analysis.
- BOCK-WERTHMANN W., PAKAKOSTIDIS G., GRIMANIS A. P., PETROU J., GEORGHIOU D., VASSILIKI-GRIMANIS M., 1974. J. « ACTANAL » a comprehensive computer Program for routine activation analysis using Ge(Li) detectors. DEMO 74/15, N.R.C. Demokritos Library, Athens.
- FOLCH J., LEES N., SOLANE STANLEY G. H., 1957. *J. Biol. Chem.*, **226**, 427.
- GRIMANIS A. P., 1973. Neutron activation analysis methods for the determination of fourteen trace elements in tissue samples. Results obtained with analytical reference materials. IAEA, Technical report, **157**, 28 p.
- MANOUKAS A. G., 1972a. Research report on nutrition and chemistry of the olive fruit fly *Dacus oleae* Gmelin. GAEC. N.R.C. « Demokritos », Athens, DEMO 72/9, 40 p.
- MANOUKAS A. G., 1972b. Total amino acid in hydrolysates of the olive fruit fly, *Dacus oleae* grown in an artificial diet and in olive fruits. *J. Insect Physiol.*, **18**, 683-688.
- MANOUKAS A. G., 1972c. Free and peptide-bound amino acids in the insect *Dacus oleae* (Gmelin) grown under natural and artificial conditions. *J. Comp. Biochem. Physiol.*, **43**, 787.
- MANOUKAS A. G., MAZOMENOS B., PATRINOI M. A., 1973. Amino acid compositions of three varieties of olive fruit. *J. Agric. Food Chem.*, **21**, 215-217.
- MANOUKAS A. G., 1975. Protein hydrolysate-free larval diets for rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae*. Proc. Symp. on the Sterility Principle for Insect Control, Innsbruck, Austria, 22-26 July, 1974. *Int. At. Energy Agency SM-186. Proc. Ser.*, 219-228.
- MONRO JOHN, 1968. Marking insects with dietary manganese for detection by neutron activation analysis. *Ecology*, **49**, 774.
- PAPASTAMATAKI A. J., 1971. Travail préliminaire concernant les changements de la teneur en composés minéraux des olives de la variété « Conservolia ». *Inf. Oleicoles Intern.*, **56-57**, 81.
- TZANAKAKIS M. E., ECONOMOPOULOS A. P., TSITSIPIS J. A., 1970. Rearing and nutrition of the olive fruit fly. I. Improved larval diet and simple container. *J. Econ. Entomol.*, **63**, 317-8.

Etude de la sécrétion phéromonale de la femelle vierge de la Tordeuse des céréales : *Cnephasia pumicana* Zeller (Lépidoptère, Tortricidae)

G. BIWER, C. DESCOINS, Martine GALLOIS, E. PRIESNER *, J.-P. CHAMBON **
G. GENESTIER ** et M. MARTINEZ **

Laboratoire des Médiateurs Chimiques, INRA/CNRS,
Domaine de Brouessy, Magny-les-Hameaux, 78470 St Rémy les Chevreuse

(*) Max Planck Institute für Verhaltensphysiologie,
D. 8131 Seewiesen-über-Starnberg R.F.A.

(**) Laboratoire de Faunistique écologique, Station de Zoologie,
Centre national de Recherches agronomiques I.N.R.A.,
78000 Versailles

Résumé

La Tordeuse des céréales : *Cnephasia pumicana* Zeller, est devenue un ravageur important des cultures de céréales à paille dans différents points du Bassin de Paris. En 1975 et 1976, des mâles de cette espèce furent capturés en petit nombre par des attractifs synthétiques à base d'Acétoxy-1 dodécène-8Z (Z-8 DDA) comme constituant principal. On a pu ensuite montrer que le Z-8 DDA n'est pas présent dans le mélange phéromonal produit par la femelle vierge. Cette hypothèse a été vérifiée par olfactométrie et électroantennographie et confirmée par analyse en chromatographie en phase gazeuse des constituants volatils présents dans la glande productrice de phéromone de la femelle. Il s'agit, en effet, d'un mélange de trois constituants : les Acétoxy-1 dodécène 9Z et 9E (Z-9 et E-9 DDA) et l'Acétate de dodécanyl ($C_{12}O$ Ac), proportions relatives 30, 50, 20 %. Des formulations à 1 000 μ g de Z-9/E-9 DDA 50/50 ou 40/60 sont à la fois très attractives et sélectives pour les mâles de *C. pumicana*. L'addition de 1 000 μ g de $C_{12}O$ Ac à 1 000 μ g de Z9/E-9 DDA 40/60 double encore le nombre de captures. Ces formulations peuvent être utilisées pour surveiller de façon efficace l'extension de ce ravageur dans les régions de cultures céréalières.

Introduction

Cnephasia pumicana Zeller (Lépidoptère Tortricidae) est un ravageur important des cultures céréalières (blé, orge, avoine) principalement au Sud du Bassin de Paris, dans des sites privilégiés où bois et taillis bordent des champs de céréales (Chambon, 1966).

Les premières pullulations importantes ont été signalées dans cette région en 1964, mais depuis l'aire de répartition du ravageur ne cesse de s'accroître à cause des particularités de son mode de dispersion (Chambon, 1969).

Cnephasia pumicana est une espèce univoltine, présentant une courte période d'activité en juillet. L'étude de son cycle évolutif a conduit à deux observations importantes (Chambon, 1970).

1) Les bois et les taillis servent, en été, de lieux d'accouplement et de ponte pour les adultes et de sites d'hibernation pour les larves (L_1).

2) Le vent est le facteur essentiel de dispersion de ces larves, après leur reprise d'activité au printemps prochain.

Compte tenu de ces particularités, les méthodes d'avertissements agricoles (Chambon, 1968) devront être basées essentiellement sur le piégeage des larves au moment de leur transport passif par le vent.

Cependant le piégeage sexuel des mâles par des attractifs de synthèse peut fournir des indications sur l'aire de répartition du ravageur et sur l'importance des populations d'adultes, celles-ci étant évidemment en relation avec la densité des pontes qui seront déposées, donc avec le nombre de chenilles susceptibles d'être dispersées l'année suivante.

Matériel et méthodes

Les piégeages ont été réalisés du 24 juin au 8 juillet 1976 et du 11 juillet au 8 août 1977, dans des bois bordant des champs de céréales situés sur le territoire des Communes de Champmotteux et Dadonville (Loiret).

Les pièges utilisés sont des pièges à glu, type INRA, Bordeaux.

Les attractifs de synthèse sont adsorbés sur des capsules de caoutchouc, type bouchon pour tube à allergie. Ces attractifs ont tous été préparés au laboratoire des Médiateurs Chimiques et leur pureté contrôlée à chaque fois par chromatographie en phase gazeuse.

Les tests olfactométriques ont été effectués dans un olfactomètre à tubes, dérivé de celui décrit par Sower (1973) et modifié au laboratoire (Lalanne-Cassou, 1977).

Les électroantennogrammes (E.A.G.) ont été enregistrés à Seewiesen selon une méthode déjà décrite (Schneider *et al.*, 1967 ; Priesner *et al.*, 1975).

L'analyse chromatographique directe du contenu volatil des glandes productrices de phéromone des femelles vierges a été faite au moyen d'un injecteur à microcapsules (Perkin-Elmer MS41).

Toutes les identifications d'espèces ont été confirmées par l'examen de leurs genitalia.

Résultats

1. — Piégeage sexuel de *Cnephasia pumicana* par l'Acétoxy-1 dodécène-8Z

Dès 1975, nous avons remarqué des captures significatives d'individus de *Cnephasia pumicana* dans des pièges destinés à la surveillance agricole du Carpocapse des prunes : *Crapholitha funebrana* Tr.

Cette observation nous avait alors conduits à placer, l'année suivante, des pièges appâtés avec différentes formulations à base d'acétoxy-1 dodécènes-8Z et 8E (8Z et 8E DDA), de dodécénols 8Z et 8E (8Z et 8E DDol) et d'acétoxy-1 dodécane ($C_{12}O$ Ac) dans des sites où des populations importantes de *C. pumicana* avaient été signalées.

Les résultats obtenus sont rassemblés dans les tableaux 1 et 2 et confirment bien l'attraction de *C. pumicana* par l'acétoxy-1 dodécène-8Z. Contrairement à *G. molesta*,

TABLEAU 1

Piégeage sexuel des mâles de C. pumicana par différents mélanges à base de Z-8 DDA à Champmotteux (Loiret) du 24-VI au 8-VII 1976
Les autres espèces capturées n'ont pas été mentionnées vu leur nombre très faible

Formulations (μ g)	Espèces capturées		
	<i>C. pumicana</i>		<i>G. janthinana</i>
	♂	♀	
Témoin	14	12	0
Z-8 DDA (E-8 3,5 p. 100) (1 000)	37	8	28
Z-8 DDA (E-8 3,5 p. 100) (10 000)	50	4	27
Z-8 DDA (E-8 3,5 p. 100) (1 000)	41	8	0
Z-8 DDol (250)			
Z-8 DDA (E-8 3,5 p. 100) (1 000)	6	3	17
C ₁₂ O Ac (1 000)			
Z-8 DDA (E-8 10,5 p. 100) C ₁₂ O Ac (1 000)	16	2	78

TABLEAU 2

Piégeage sexuel des mâles de C. pumicana par différents mélanges à base de Z-8 DDA à Dadonville (Loiret) du 24-VI au 8-VII 1976

Formulations (μ g)	Espèces capturées		
	<i>C. pumicana</i>		<i>G. janthinana</i>
	♂	♀	
Témoin	12	19	0
Z-8 DDA (E-8 3,5 p. 100) (1 000)	46	8	11
Z-8 DDA (E-8 3,5 p. 100) (10 000)	64	1	11
Z-8 DDA (E-8 3,5 p. 100) (1 000)	15	1	0
Z-8 DDol (250)			
Z-8 DDA (E-8 3,5 p. 100) (1 000)	55	2	3
E-8 DDol (250)			
Z-8 DDA (E-8 10,5 p. 100) C ₁₂ O Ac (1 000)	17	7	83

C. pumicana ne semble pas sensible à la proportion de E-8 DDA dans le Z-8 DDA, ni à la présence de médiateurs chimiques secondaires comme les dodécénols 8Z et 8E et l'acétate de dodécanyl.

Les captures, en nombres presque égaux, de la Tordeuse de l'aubépine : *Grapholitha janthinana* Dup., ne sont pas surprenantes. Cette espèce fréquente en effet les mêmes milieux et nous avons précédemment montré (Beauvais et al., 1977) qu'elle pouvait aussi être attirée par des mélanges en proportions variables de Z-8 et de E-8 DDA ; par contre, elle est complètement inhibée par le Z-8 DDol.

Compte tenu de la grande densité de la population de *Cnephasia pumicana* dans les zones de piégeages, qui s'exprime d'ailleurs par des captures de mâles et de femelles dans les pièges témoins, le rendement des pièges appâtés avec les substances de synthèse est très faible.

Ceci permet de conclure que les substances proposées n'entrent pas dans la composition de la sécrétion phéromonale ou n'en constituent au mieux qu'une partie.

Cette hypothèse a été confirmée par olfactométrie et électroantennographie et par analyse directe du contenu de la sécrétion.

2. — Tests olfactométriques sur les mâles de *Cnephasia pumicana*

On a utilisé des mâles naïfs de 2 à 5 j, issus de nymphes collectées dans la nature et maintenues en chambre climatisée à 22°, 70 p. 100 de degré hygrométrique, photopériode de jours longs : photophase 18 h, scotophase 6 h.

Ces mâles sont testés en fin de scotophase et sont sortis de l'obscurité juste avant le déroulement des essais.

Leurs réactions en olfactométrie ont été quantifiées comme suit :

0 : Absence de réaction.

R₁ : Réaction locomotrice simple : relèvement des antennes et marche.

R₂ : Réaction locomotrice complexe : vol, marche bourdonnante.

R₃ : Réaction sexuelle caractérisée, à la réaction R₂ se superposant la sortie des genitalia et même des tentatives d'accouplements homosexuels.

RO : Réaction orientée. Elle est théoriquement indépendante de l'intensité des réactions locomotrices de type R₁ à R₃ ; toutefois celles-ci doivent se produire pendant un temps suffisamment long pour permettre une orientation significative.

Les résultats obtenus sont rassemblés dans le tableau 3 et la figure 1.

Les mâles de *Cnephasia pumicana* réagissent bien aux extraits des glandes à phéromone de leurs propres femelles et au Z-8 DDA. Ils réagissent aussi aux extraits de glandes à phéromone des femelles de *Grapholitha molesta* qui contiennent essentiellement du Z-8 DDA (environ 10 ng par femelle).

Inversement, pour savoir si la sécrétion phéromonale de la femelle vierge de *Cnephasia pumicana* contient ou non du Z-8 DDA, nous l'avons proposée à des mâles de *G. molesta*, seule ou en mélange avec un extrait de glandes à phéromone de femelles de *G. molesta*. L'activité propre de cet extrait est donné à titre de comparaison (tabl. 4). Contrairement aux mâles de *C. pumicana*, ceux de *G. molesta* ne répondent qu'aux extraits de glandes à phéromone de leurs propres femelles et peu (ou très peu) à ceux de femelles de *C. pumicana*. Comme leurs réponses ne sont pas inhibées par

TABLEAU 3

Tests olfactométriques sur mâles naïfs de *C. pumicana* de différents extraits
et du Z-8 DDA (olfactomètre à tubes)

Formulations	Nombre de mâles testés	Type de réponse des mâles	p. 100 de mâles réagissant
10^{-2} F. E. <i>C. pumicana</i> *	6	5 R ³ ; 5 RO	83
10^{-9} G. Z-8 DDA **	6	2 R ₂ ; 3 R ₃ ; 4 RO	83 (66 RO)
10^{-12} G. Z-8 DDA	4	0	0
10^{-2} F. E. <i>G. molesta</i>	8	6 R ₂ ; 0 RO	75

(*) F. E. = femelle équivalent en quantité de produit actif émis par une femelle vierge.

(**) 3,5 p. 100 d'isomère E.

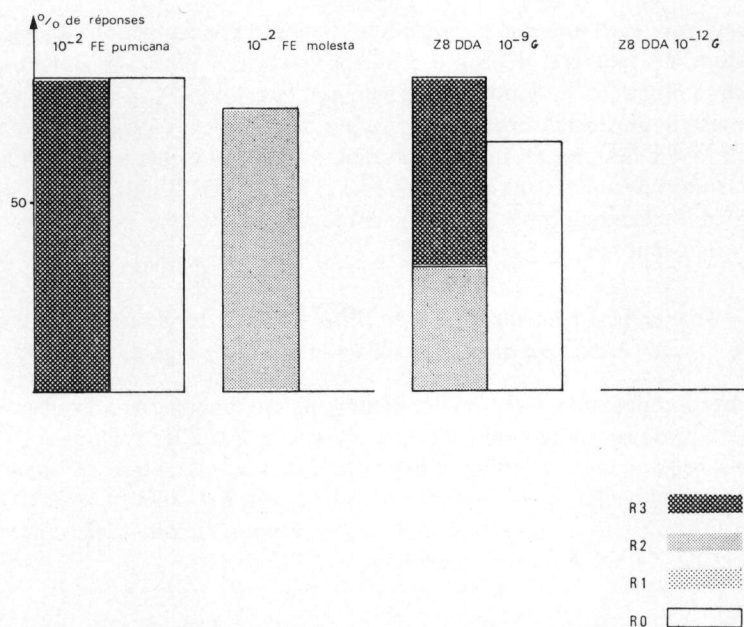


FIG. 1. — Réponse des mâles de *Cnephasia pumicana* en olfactomètre à différentes stimulations (voir aussi tabl. 3).

addition de l'extrait de *C. pumicana* à celui de *G. molesta*, cela veut dire que la sécrétion phéromonale de femelles vierges de *C. pumicana* ne contient probablement pas de Z-8 DDA et que ce composé est un leurre artificiel pour les mâles.

Cette hypothèse est vérifiée par électroantennographie et analyse par chromatographie en phase gazeuse des constituants volatils présents dans la glande productrice de phéromone de la femelle vierge de *C. pumicana*.

TABLEAU 4

Tests olfactométriques sur mâles naïfs de *G. molesta* de différents extraits
et du Z-8 DDA (olfactomètre à tube)

Formulations	Nombre de mâles testés (nombre d'essais)	Type de réponse des mâles	p. 100 de mâles réagissant (total)
10 ⁻² F. E. <i>G. molesta</i>	34 (5)	5 R ₁ ; 13 R ₂ 5 R ₃ ; 6 RO	15 (R ₁) ; 38 (R ₂) 15 (R ₃) ; 18 (RO) (68)
10 ⁻² F. E. <i>C. pumicana</i>	29 (4)	4 R ₁	15 (R ₁) (15)
10 ⁻² F. E. <i>G. molesta</i> + 10 ⁻² F. E. <i>C. pumicana</i>	21 (3)	7 R ₁ ; 4 R ₂	33 (R ₁) ; 19 (R ₂) (52)
Z-8 DDA (à 3,5 p. 100 de E)	27 (5)	5 R ₁ ; 7 R ₂ ; 7 R ₃	19 (R ₁) ; 26 (R ₂) 26 (R ₃) ; 15 (RO) (71)
10 ⁻¹² G			

3. — Tests électroantennographiques (E.A.G.) sur l'antenne des mâles de *C. pumicana*

En éprouvant sur l'antenne du mâle les effluves, à concentrations égales, de différents produits de synthèse et en mesurant pour chacun d'eux, le potentiel électrophysiologique global qu'il induit, on constate que l'acétoxy-1 dodécène-9E (E-9 DDA) est le composé le plus actif parmi tous ceux qui ont été essayés. Il est suivi ensuite par l'isomère Z (Z-9 DDA), tandis que le Z-8 DDA est environ trente fois moins actif.

Ces résultats permettent de penser que les E-9 et Z-9 DDA entrent dans un rapport bien défini dans la composition de la sécrétion phéromonale émise par la femelle vierge de *C. pumicana*.

4. — Analyse par chromatographie en phase gazeuse des constituants volatils de la glande productrice de phéromone de la femelle vierge de *C. pumicana*

La figure 2 représente le chromatogramme obtenu par analyse directe du contenu volatil de dix glandes de femelles vierges prélevées en fin de scotophase. On y distingue trois constituants, identifiés d'après leur temps de rétention, comme étant respectivement : l'acétate de dodécanyl (C₁₂O Ac) ; le E-9 DDA et le Z-9 DDA (rapport Z-9 DDA/E-9 DDA, environ 40/60). Comme nous l'avons déjà supposé, on ne retrouve pas de Z-8 DDA dans la sécrétion.

5. — Piégeage sexuel de *Cnephassa pumicana* par des mélanges d'acétoxy-1 dodécènes 9Z et 9E, effet synergiste de l'acétate de dodécanyl

Nous avons alors éprouvé les capacités attractives des mélanges en proportions variables de Z-9 DDA/E-9 DDA vis-à-vis de mâles de *Cnephassa pumicana* dans la nature.

Comme précédemment ces piégeages ont été conduits dans des bois bordant des champs de céréales situés dans des zones infestées.

Les résultats obtenus sont rassemblés dans le tableau 5 et le tableau 6. On constate que les mâles de *C. pumicana* sont très sensibles au rapport Z-9 DDA/E-9 DDA, les captures étant maximales pour un mélange 50/50. De plus, la sélectivité de ce mélange

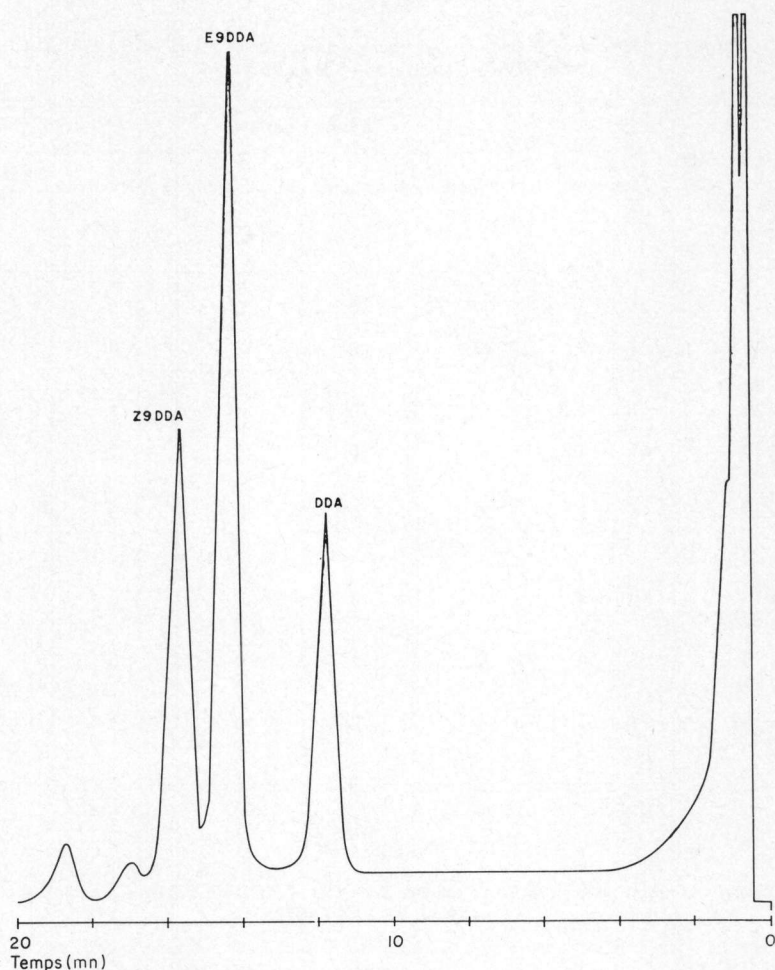


FIG. 2. — Analyse par chromatographie en phase gazeuse du contenu volatil de dix glandes à phéromone de femelles vierges de *C. pumicana*. Colonne 3 m inox 1/8" 5 p. 100 E.CN.S.S.M sur G.C.Q. 120 °C.

est presque absolue : Deux *Grapholitha janthinana* seulement sont capturées à Dadonville contre six cent soixante et un mâles de *C. pumicana* ; à Champmotteux on enregistre quatre captures de *G. janthinana*, une capture d'*Ancylis achatana* Fab. et une capture d'*Enarmonia formosana* Scop. pour cent soixante-trois mâles de *C. pumicana*.

Dans les mêmes sites de piégeage, mais malheureusement à une époque un peu trop tardive, nous avons voulu mettre en évidence, le rôle éventuel joué par l'acétate de dodécanyl sur le niveau des captures. Les résultats obtenus (tabl. 7) montrent que l'addition de 1 000 µg d'acétate de dodécanyl à 1 000 µg d'un mélange Z-9 DDA/E-9 DDA 40/60 (mélange le plus proche de celui présent dans la sécrétion) double le nombre de captures.

L'acétate de dodécanyl agit donc comme synergiste des Z-9 DDA, E-9 DDA. Là aussi la sélectivité est très bonne : quatre *Grapholitha janthinana* étant capturées contre cent quatre-vingt-quatorze mâles de *C. pumicana*.

TABLEAU 5

Piégeage sexuel des mâles de *C. pumicana* par des mélanges Z-9 DDA/E-9 DDA à Dadonville (Loiret) du 11-VII au 25-VII 1977

Formulations p. 100 (1 000 µg/capsule) Z-9/E-9 DDA	Espèces capturées						Indéterminées et divers
	<i>C. pumicana</i>		<i>G. janthinana</i>	<i>R. buoliana</i>	<i>A. achatana</i>	<i>E. formosana</i>	
	♂	♀					
Témoin	21	5	0	0	0	0	1 géométride
Z-9 DDA 100	3	0	26	0	0	0	0
Z-9 DDA 80							
E-9 DDA 20	1	2	37	0	4	1	1
Z-9 DDA 50	661	2	0	0	0	0	0
E-9 DDA 50							
Z-9 DDA 20	16	3	0	0	0	0	1 <i>Archips rosanus</i>
E-9 DDA 80							
Z-9 DDA 10	6	3	0	0	0	0	0
E-9 DDA 90							
Z-9 DDA 5	5	0	2	1	0	0	0
E-9 DDA 95							
E-9 DDA 100	6	1	0	22	0	0	1 <i>Gypsomona dealbana</i>

TABLEAU 6

Piégeage sexuel des mâles de *C. pumicana* par des mélanges Z-9 DDA/E-9 DDA à Champmotteux (Loiret) du 11 VII au 25 VII 1977

Formulations p. 100 (1 000 µg/capsule) Z-9/E-9 DDA	Espèces capturées (Tortricides)					Indéterminées et divers
	<i>C. pumicana</i> ♂ ♀	<i>G. janthinana</i>	<i>A. achatana</i>	<i>E. formosana</i>		
Témoin	2	0	0	0	0	1
Z-9 DDA 100	2	0	52	0	0	1
Z-9 DDA 90	2	1	57	4	0	1
E-9 DDA 10						
Z-9 DDA 70	2	0	23	15	1	1
E-9 DDA 30						
Z-9 DDA 50	163	3	4	1	1	1
E-9 DDA 50						
Z-9 DDA 30	36	1	23	1	0	1 <i>Clepsis unifasciana</i>
E-9 DDA 70						
E-9 DDA 100	3	0	0	0	0	2

TABLEAU 7

Piégeage sexuel des mâles de *C. pumicana* par des mélanges Z-9 DDA/E-9 DDA ;
 Mise en évidence de l'effet synergiste de l'acétate de dodécanyl
 Dadonville (Loiret) du 25-VII au 8-VIII 1977
 L'effet attractif d'un mélange Z-8 DDA/E-8 DDA est donné à titre de comparaison

Formulations p. 100 (1 000 µg/capsule) Z-9/E-9 DDA	Espèces capturées (Tortricides)					Divers et indéterminées
	<i>C. pumicana</i>	<i>G. janthinana</i>	<i>R. buoliana</i>	<i>A. achatana</i>	<i>E. formosana</i>	
	♂	♀				
Témoin	1	1	0	0	0	1 hyponomeute
Z-9 DDA 100 ...	3	0	2	0	0	0
Z-9 DDA 50	71	0	2	0	0	0
E-9 DDA 50						
Z-9 DDA 40	73	2	3	0	0	0
E-9 DDA 60						
Z-9 DDA 40	194	0	4	0	0	0
E-9 DDA 60						
C ₁₂ O Ac : 1 000 .						
Z-9 DDA 5	1	0	0	0	0	0
E-9 DDA 95						
E-9 DDA 100 ...	0	0	0	1	0	1 géométride
Z-8 DDA 70	2	1	81	0	0	1 hyponomeute
E-8 DDA 30						

Conclusion

Les résultats obtenus ici montrent clairement que *C. pumicana* utilise un mélange de Z-9 DDA/E-9 DDA et d'acétate de dodécanyl comme support chimique de sa communication phéromonale.

La faible attraction des mâles pour les mélanges Z-8 DDA/E-8 DDA montre néanmoins que leurs récepteurs olfactifs n'ont pas une spécificité absolue et peuvent confondre deux structures relativement proches ne variant que par la position de la double liaison éthylénique. Cette confusion a été observée chez d'autres Tordeuses telles que *G. janthinana* et *Enarmonia formosana*.

Les meilleures formulations capables d'attirer sélectivement *C. pumicana* dans la nature sont les mélanges Z-9 DDA/E-9 DDA 50/50 et 40/60 à 1 000 µg/capsule auxquels on ajoute 1 000 µg d'acétate de dodécanyl.

Elles peuvent être utilisées en avertissements agricoles pour signaler la présence du ravageur dans telle ou telle région ; mais compte tenu de la biologie de cette espèce, elles ne peuvent servir pour évaluer les risques de dégâts à la récolte.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Study of the sex pheromone blend produced by the virgin female of the cereal tortrix : Cnephasia pumicana Zeller

The cereal tortrix : *Cnephasia pumicana* Zeller has become a very serious pest for straw cereal cultivations in various locations of the Bassin de Paris. In 1975 and 1976, males of this species were weakly lured by several synthetic attractants containing Z-8 docenyl acetate (Z-8 DDA) as the major constituent.

It is shown now that Z-8 DDA is not present in the sex pheromone blend produced by the virgin female. Such an hypothesis has been verified by olfactometry and electroantennography and corroborated by gas chromatographic analysis of the volatiles present in the pheromone producing gland of the female. In fact one can find in this gland a mixture of three components : Z-9 and E-9 dodecyl acetate (Z-9 and E-9 DDA) and dodecyl acetate ($C_{12}O$ Ac) relative ratios 30, 50, 20 %.

Caps containing 1 000 μg of Z-9/E-9 DDA in a 50/50 or 40/60 ratio are both attractive and selective for *C. pumicana* males in the field. Addition of 1 000 μg $C_{12}O$ Ac to 1 000 μg of a 40/60 mixture of Z-9 DDA/E-9 DDA enhances by a factor of two the number of catches.

These attractants can be utilized to monitor efficiently spreading of this pest in cereal fields.

Références bibliographiques

- BEAUVAIS F., BIWER G., CHARMILLOT P. J., 1977. Essais de piégeage sexuel de *Grapholitha janthinana* Dup. par un mélange d'Acétoxy-1 dodécène 8Z et 8E (8Z DDA et 8E DDA). *Ann. Zool. Ecol. anim.* **9**, 457-467.
- CHAMBON J. P., 1966. Pullulation d'une tordeuse (*Cnephasia pumicana* Zell.) sur céréales dans la région de Malesherbes (Loiret). *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **52**, 1270-1272.
- CHAMBON J. P., 1968. Mise au point d'avertissements agricoles contre la Tordeuse des céréales (*Cnephasia pumicana* Zell. Lep. Tortricidae). *Rev. Zool. Agric. appl.*, **67**, 7-9, 95-102.
- CHAMBON J. P., 1969. Extension d'un foyer et dispersion des populations d'une tordeuse (*Cnephasia pumicana* Zell. Lepidoptère Tortricidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **1** (4) 433-444.
- CHAMBON J. P., 1970. Incidence des populations de *Cnephasia pumicana* Zell. (Lep. Tortricidae) sur les rendements des cultures d'orge. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2** (4) 555-577.
- LALANNE-CASSOU B., 1977. Contribution à l'étude de la communication par phéromone sexuelle chez l'Eudemis de la vigne *Lobesia botrana* Schiff. Thèse de doctorat de spécialité option Entomologie, Université Paris VI, 61-65.
- PRIESNER E., JACOBSON M., BESTMANN H. J., 1975. Structure response relationships in Noctuid sex pheromone reception. *Z. Naturforsch.*, **30** c, 283-287.
- SCHNEIDER D., BLOCK B., BOECKH J., PRIESNER E., 1967. Die Reaktion der Männlichen Seidenspinner auf Bombykol und seine Isomeren : Elektroantennogram und Verhalten. *Z. vergl. Physiol.*, **54**, 192-199.
- SOWER L. L., WICK K. W., LONG J. S., 1973. Isolation and preliminary biological studies of the female produced sex pheromone of *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera, Gelechiidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **66**, 184-187.

Note Technique

Description d'un appareil collecteur automatique pour contrôler l'émergence de mouches

S. GRENIER et P. OGIER

Laboratoire de biologie 406,
Atelier de fabrication du génie mécanique et construction 108,
Institut National des Sciences Appliquées.
20, avenue Albert-Einstein, 69621 Villeurbanne

Résumé

L'appareil décrit permet de récolter les imagos de diptères, dès leur émergence, à des intervalles de temps choisis. Après chargement de l'appareil, le fonctionnement est entièrement automatique : les adultes sont répartis dans différents récipients selon leur âge. Il peut rendre des services chaque fois que l'on désire des adultes d'âge connu et plus particulièrement lorsqu'il s'agit de parasites, toujours plus coûteux à produire.

Le dispositif est utilisé pour le diptère Tachinaire *Phryxe caudata* Rond. mais il est conçu pour pouvoir s'adapter à d'autres Insectes.

Introduction

Dans la plupart des études physiologiques, il est souhaitable sinon nécessaire de connaître avec précision l'âge des Insectes utilisés. Lorsqu'on s'adresse à des imagos, l'émergence est un repère commode qui peut être fourni par l'observation directe et le tri. Mais si l'étude porte sur un grand nombre d'Insectes, utilisés de façon régulière, ce travail devient contraignant et fastidieux. Ceci se justifie particulièrement pour les parasitoïdes dont la production est limitée et coûteuse : tous les individus doivent être utilisés et non pas uniquement ceux éclos dans une fourchette de temps très étroite. L'un de nous a été confronté depuis longtemps avec ce problème, qu'il s'agisse d'études, sur la maturation des œufs (Grenier, 1973), sur la toxicité de la nipagine (Grenier, 1977), ou sur la mise au point de milieux artificiels chez le Diptère Tachinaire *Phryxe caudata* (Grenier et al., 1974). Un appareil peu commode, ayant pour élément central un collecteur de fraction L.K.B. avait d'ailleurs été monté pour les besoins précités.

Ainsi l'utilité d'un système automatique susceptible de récolter séquentiellement les adultes dès leur émergence n'était plus à démontrer. Il nous a donc paru intéressant de concevoir et construire un appareil robuste, fiable et polyvalent, susceptible de s'adapter à diverses situations et différentes espèces d'Insectes.

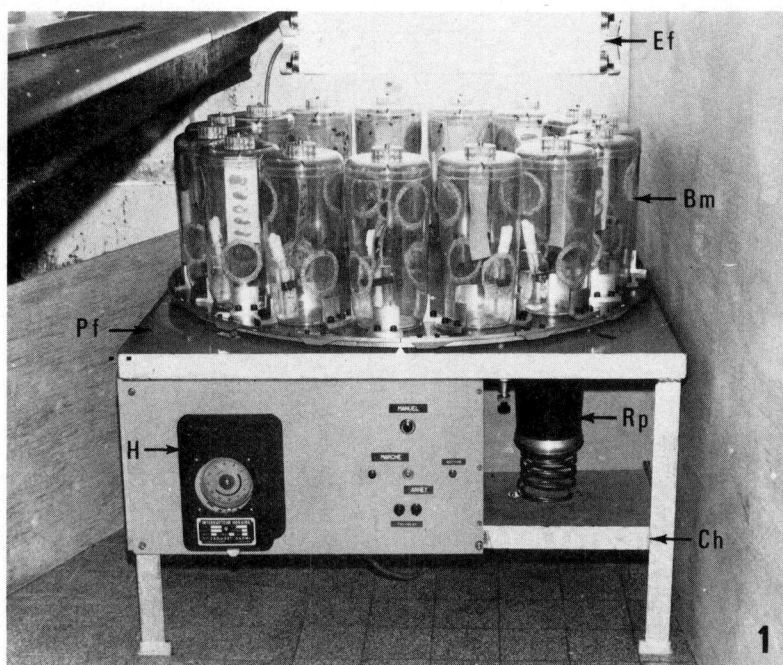


FIG. 1. — Vue d'ensemble de l'appareil collecteur en service.

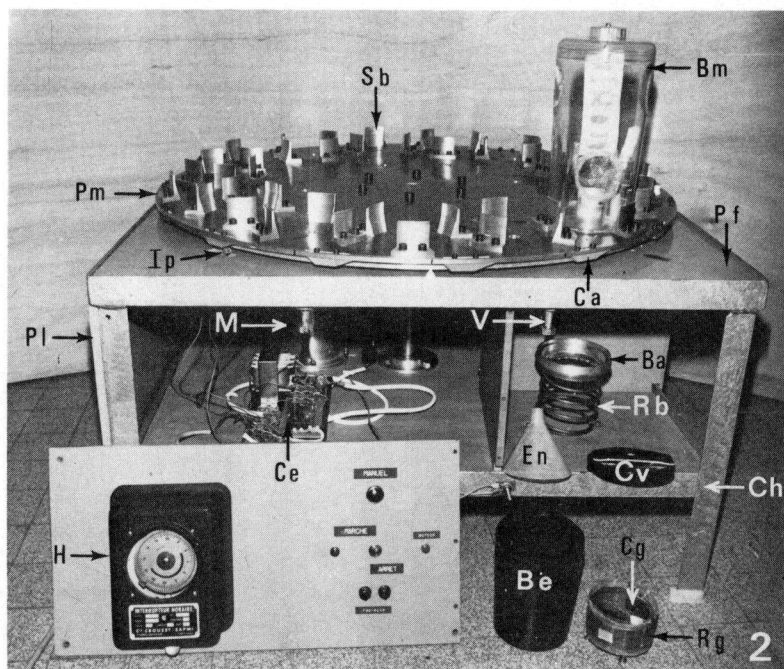


FIG. 2. — Vue de l'appareil partiellement démonté. (Pour les légendes des lettres se reporter au texte.)

I. — Description et fonctionnement de l'appareil

1) Le principe est le même que celui de l'appareil proposé par Miller et Harris (1970). Les pupes de mouches sont placées dans un récipient fixe au-dessus duquel défilent, à intervalles de temps déterminés, des boîtes qui reçoivent les imagos à l'éclosion. Les mouches passent dans les boîtes supérieures grâce à leur phototropisme positif.

L'appareil est composé de 3 parties : le récipient à pupes (Rp), le bâti avec le dispositif assurant les déplacements et les boîtes recevant les mouches (Bm) (fig. 1). Au-dessus de l'ensemble est disposé un éclairage fluorescent (Ef) de deux fois 20 W.

2) Le récipient à pupes a été mis au point en tenant compte de deux exigences antagonistes : il doit régner à l'intérieur une certaine obscurité pour que, dès leur émergence, les mouches soient attirées par l'orifice supérieur, seul éclairé. Il faut cependant que cette boîte soit en communication avec l'extérieur pour assurer une bonne aération des pupes et éviter le développement de moisissures. Ces considérations ont conduit à retenir le récipient représenté sur les figures 2 et 3. La boîte extérieure (Be) munie d'un double fond et fermée par un couvercle (Cv) est en plastique transparent peint en noir ; un entonnoir (En) s'emboîte sur le récipient cylindrique largement grillagé (Rg) (grillage de laiton ou d'acier inoxydable de 0,8 mm de vide de maille) et contenant lui-même trois compartiments de grillage amovibles (Cg) permettant de manipuler aisément plusieurs lots de pupes. L'ensemble du dispositif est maintenu pressé par un ressort à boudin (Rb) et une bague annulaire (Ba) contre le plateau fixe (Pf) percé d'un trou en regard de celui du récipient à pupes. Un anneau (An) solidaire de Pf assure la coïncidence des deux orifices. Le renouvellement des pupes peut ainsi s'effectuer très rapidement sans aucun démontage compliqué.

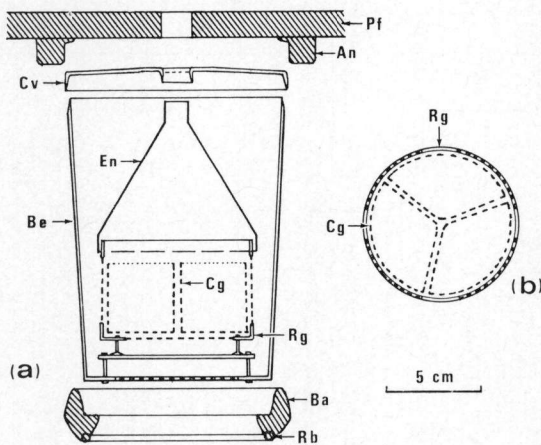


FIG. 3. — Schémas du récipient à pupes vu en coupe verticale (a) et du récipient grillagé vu en coupe transversale (b).

3) L'appareil proprement dit est formé de plusieurs éléments principaux (fig. 2 et 4) : le châssis (Ch) supporte un plateau fixe (Pf) au-dessus duquel tourne un plateau

mobile (Pm) à axe vertical (Av) mû par un moteur électrique (M). Le mouvement est contrôlé par un interrupteur horaire (H) et un interrupteur de positionnement (Ip) agissant sur un circuit électronique (Ce).

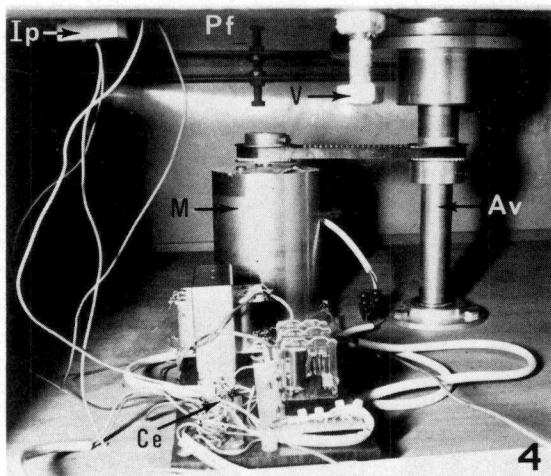


FIG. 4. — Vue de l'intérieur de l'appareil montrant plus particulièrement le système d'entraînement et le circuit électronique (Ce).

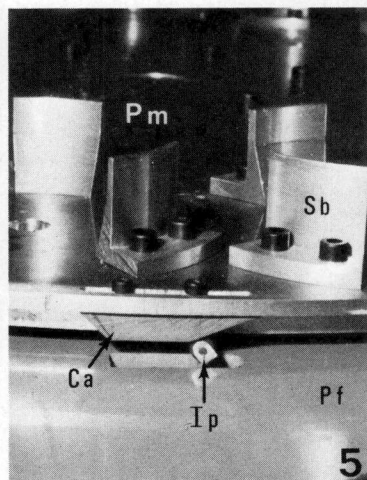


FIG. 5. — Vue de la bordure du plateau mobile (Pm) avec la came (Ca) actionnant l'interrupteur de positionnement (Ip).

Au moment choisi (toutes les 24 h ou fraction de celles-ci), l'horloge (H) envoie un signal (1) au Ce qui met le moteur en marche ; l'arrêt est provoqué par l'action d'une came (Ca) sur l'interrupteur Ip (fig. 5 et 6). Le circuit électronique (Ce) est nécessaire

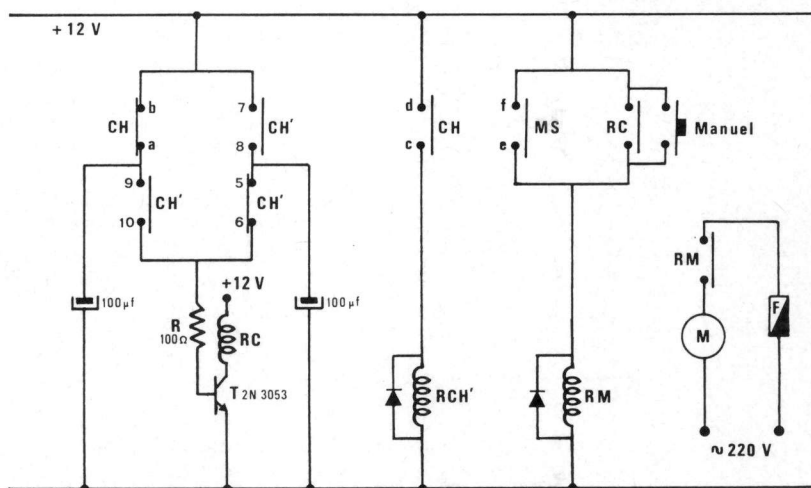


FIG. 6. — Schéma de principe du circuit électronique de relais contrôlant le fonctionnement de l'appareil.

(1) Un bouton poussoir placé sur le panneau avant permet de provoquer un cycle manuellement.

pour assurer la précision de l'arrêt. Grâce à celui-ci le contact horloge (CH), aussi bien à l'ouverture qu'à la fermeture, permet par le relais RCH' d'exciter le transistor T (décharge de condensateur) pendant un certain temps et d'enclencher ainsi le relais moteur RM. L'arrêt du moteur est toujours provoqué par l'ouverture du contact de came (MS). Le circuit électronique est réalisé selon le schéma de la figure 6, d'après les indications de M. P. Aeby.

Le moteur (Crouzet, type 82036-9 avec électro-frein, 1 t par mn) a été choisi en fonction de deux impératifs : puissance suffisante pour vaincre l'inertie du système au démarrage et présence de frein pour stopper instantanément le plateau au « top » d'arrêt de Ip. Il est logé dans un carter de protection. Le moteur entraîne, par l'intermédiaire d'une courroie crantée, l'axe vertical (Av) qui est en appui à sa base sur une butée à billes et guidé dans sa partie supérieure par un pallier en Ertalon.

Le châssis est constitué de cornières en fer. Le plateau fixe de même que les panneaux latéraux (Pl) sont en P.V.C. de 15 et 10 mm d'épaisseur respectivement. Les vis de réglage (V) assurent la planéité du Pf et son parallélisme avec le Pm. Le Pm est un disque en AG 4 de 780 mm de diamètre et 15 mm d'épaisseur, percé de quinze trous de 15 mm de diamètre disposés sur une circonférence de 308 mm de rayon. Dans chacun de ces trous (fig. 7), une bague cylindrique (Bc) munie d'une rondelle de feutre (Rf) coulisse librement et s'applique par son propre poids sur le Pf, assurant l'étanchéité et la communication entre le récipient à pupes et les boîtes à mouches, avec des frottements très doux.

Le plateau mobile porte à sa périphérie une série de cames (Ca) amovibles et réglables qui permettent de faire coïncider avec précision l'orifice du récipient à pupes et du Pf avec chaque trou du Pm.

L'interrupteur de positionnement (Ip) est du type microswitch. L'interrupteur horaire est un modèle ancien (Crouzet-Sapmi), mais tout autre modèle peut convenir.

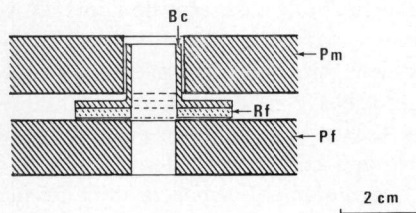


FIG. 7. — Schéma en coupe du dispositif d'étanchéité situé dans chaque orifice du plateau mobile (Pm).

4) Les boîtes recevant les mouches à leur émergence (Bm) sont des récipients cylindriques en plastique ($\varnothing$ 110 mm, hauteur 210 mm) présentant quatre zones grillagées circulaires ($\varnothing$ 50 mm) et percées sur le fond d'un trou de 12 mm de diamètre. Une bande de papier bristol, accrochée en haut de la boîte, supporte des gouttes d'agar miellé ; des cotons dentaires fixés dans le goulot d'une fiole de Falcon en plastique pleine d'eau, fournissent la boisson. Un petit manchon cylindrique ou conique (de 20 mm de haut) peut être collé autour de l'orifice du fond pour éviter aux mouches mortes de tomber sous le Pm.

Des supports en AG 4 en forme de secteur, réglables et amovibles (trois par boîte) (Sb) maintiennent et centrent les boîtes.

II. — Remarques et conclusions

1) La construction modulaire doit permettre une utilisation variée de l'appareil : dans la version que nous avons réalisée, le réglage de l'interrupteur horaire permet aussi bien d'étudier le rythme d'émergence de mouches au cours d'une journée (une rotation toutes les 2 h par exemple) ou effectuer une seule récolte quotidienne des imagos (une rotation par 24 h) ; avec d'autres interrupteurs d'autres possibilités s'offriraient encore.

Le récipient à pupes est parfaitement interchangeable ; il faut remarquer en effet que cet élément est très important, il doit être parfaitement adapté aux exigences des Insectes étudiés pour que ceux-ci le quittent dès leur émergence. De plus, comme nous l'avons déjà signalé, la ventilation étant souvent insuffisante, l'adjonction d'un petit ventilateur à moteur type Sapmi est possible.

Les supports des boîtes placés sur le Pm étant amovibles, d'autres récipients pourraient être employés.

Enfin, il serait possible d'utiliser l'appareil pour deux espèces simultanément. Pour cela il suffirait de percer le Pm de trous disposés sur une circonférence plus petite que la première (par exemple $\varnothing$ 420 mm), de placer en regard des boîtes plus petites elles aussi ($\varnothing$ 8 cm) et de disposer un deuxième récipient à pupes sous les plateaux.

2) Les matériaux de construction ont été choisis pour résister à la corrosion d'une atmosphère humide (80-90 p. 100 H.R. dans notre cas).

3) L'appareil convient parfaitement pour le Diptère Tachinaire *Phryxe caudata* Rond. et permet ainsi de disposer, en permanence, de mouches adultes d'âge connu. Il fonctionne depuis une année sans problème et ne nécessite aucun entretien. Il nous paraît tout à fait utilisable avec d'autres espèces de Diptères, voire des Hyménoptères après de légères adaptations.

4) La construction de cette machine s'est effectuée grâce à la collaboration de plusieurs services de l'Institut National des Sciences Appliquées de Lyon : Biologie, Atelier de Fabrication du Génie Mécanique et Mécanique des Contacts. Plusieurs personnes nous ont apporté leur contribution, tant lors de la conception que pour la réalisation ; que soient ici cordialement remerciés Mrs Bonnot, Query, Aeby, Marmounier, Casabianca et Laveur.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Description of an automatic collector for controlling the emergence of flies

The device, described in this note, allows the collection of imagines of flies, just after emergence, at chosen time intervals. After loading the apparatus, working is automatic : adults are distributed in different boxes according to their age. This apparatus can do you a service each time you need adults of known age and especially in the case of parasitoids always more expensive to produce. The device is used for *Phryxe caudata* Rond. (Diptera, Tachinidae) but has been achieved to allow application to other Insects.

Références bibliographiques

- GRENIER S., 1973. Influence de l'accouplement sur la descente des œufs dans l'utérus du parasite *Phryxe caudata* Rondani (Diptera Tachinidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5** (3), 379-384.
- GRENIER S., 1977. Effets nocifs de la Nipagine M sur le parasitoïde *Phryxe caudata* (Dipt ; Tachinidae). *Entomophaga*, **22** (2), 223-236.
- GRENIER S., BONNOT G., DELOBEL B., 1974. Définition et mise au point de milieux artificiels pour l'élevage *in vitro* de *Phryxe caudata* Rond. (Diptera, Tachinidae). I. Survie du parasitoïde sur milieux dont la composition est basée sur celle de l'hémolymphe de l'hôte. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6** (4), 511-520.
- MILLER A., HARRIS R. L., 1970. A collector for studying the emergence pattern of flies. *J. econ. Entomol.*, **63** (5), 1682-1683.
-

Chronique des livres

Les Bocages : Histoire, Ecologie, Economie

Comptes rendus de la table ronde C. N. R. S. : « Aspects physiques, biologiques et humains des écosystèmes bocagers des régions tempérées humides »

Les 5, 6 et 7 juillet 1976, le Centre National de la Recherche Scientifique (C.N.R.S.), l'Institut National de la Recherche agronomique (I.N.R.A.) et l'Université de Rennes, ont organisé à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes (E.N.S.A.R.) un colloque international consacré à l'étude des caractéristiques des bocages de différents pays : Allemagne, Belgique, Danemark, France, Grande-Bretagne, etc.

Une dizaine de rapporteurs ont fait la synthèse de soixante-dix communications scientifiques et des connaissances acquises sur les milieux bocagers. Ils ont notamment analysé les résultats des recherches entreprises depuis 1970 en Bretagne, à la suite des opérations d'arasement des haies et des talus dont les conséquences ont éventuellement été envisagées.

Les textes des rapports de synthèse et des communications, avec leurs résumés anglais, sont publiés intégralement par l'I.N.R.A. dans un volume de 590 pages. Les thèmes étudiés et les responsables des rapports de synthèse sont les suivants :

— *Géographie des bocages* : M. Flatres P., Université de Haute-Bretagne, Institut de Géographie, Rennes.

— *Caractérisation physique des bocages* :

- Bioclimatologie : M. Damagnez J., I.N.R.A., Station de Bioclimatologie, Avignon.
- Pédologie-Hydrologie : M. Ruellan A., I.N.R.A., Laboratoire de Science du Sol, Rennes.

— *Caractérisation botanique et Ecophysiologie végétale* :

- Caractérisation botanique des haies et des talus :
M. Touffet J., Université de Rennes, Laboratoire d'Ecologie végétale.
- Ecophysiologie des plantes cultivées :
M. Barloy J., I.N.R.A., Laboratoire de Phytotechnie, E.N.S.A. de Rennes.

— *Caractérisation zoologique, Ecologie animale* :

M. Lefeuvre J. Cl., Université de Rennes, Laboratoire de Zoologie.
MM. Missonnier J., Robert Y., I.N.R.A., Laboratoire de Zoologie, E.N.S.A. de Rennes.

— *Méthodologie d'étude des écosystèmes bocagers* :

- Télédétection : M. Goillot Ch., I.N.R.A., Laboratoire de Télédétection, I.N.A. Paris.
- Etudes de terrain : MM. Missonnier J., Robert Y., I.N.R.A., Laboratoire de Zoologie, E.N.S.A. de Rennes.
M. Rodolphe F., I.N.R.A., Laboratoire de Biométrie, Jouy-en-Josas.

— *Caractérisation économique et socio-économique* : M. Brown G., I.N.R.A., Station d'Economie rurale, E.N.S.A. de Rennes.

Cet ouvrage, d'un prix unitaire de 160 F (envoi franco), peut être commandé à :

I.N.R.A., Laboratoire de Zoologie, E.N.S.A.

65, rue de St-Brieuc, 35042 Rennes Cedex, Tél. (99) 59.04.68 et 59.02.40.

SINGH, P. — *Artificial Diets for Insect, Mites and Spiders*. Plenum Publ. Corp., N., Y., 1977, 594 p.

Depuis une vingtaine d'années de très nombreux travaux ont été consacrés à la nutrition et à l'élevage artificiel des insectes. Cet important effort de recherche répondait à un double but : d'une part connaître les besoins nutritionnels des divers groupes, d'autre part pouvoir élever artificiellement en laboratoire de nombreuses espèces différentes, en particulier celles qui présentent un intérêt économique.

De nombreuses revues ont déjà traité de la nutrition, de la digestion et des besoins alimentaires des insectes. En revanche, l'aspect plus technique et pratique concernant les méthodes d'élevage, la formulation et la préparation des milieux artificiels, n'avait jamais fait l'objet d'une mise au point complète. L'ouvrage du Dr P. Singh complète heureusement cette lacune.

L'ampleur du sujet traité est attestée par près de 2 000 références et la bibliographie paraît très complète. Le lecteur de langue française sera satisfait de constater que les travaux publiés en français sont cités et analysés tout autant que ceux publiés en anglais. Plus des trois quarts du livre sont consacrés à une compilation des recettes permettant l'élevage artificiel de différentes espèces. Il existe un index des auteurs et des espèces. Par ailleurs, afin de faciliter l'accès à cette documentation, l'ordre alphabétique a été utilisé pour les différents Ordres et, à l'intérieur de chacun d'eux, pour les Familles. Au total, les insectes que l'on sait élever artificiellement appartiennent à dix Ordres différents et plus de sept cent vingt espèces sont citées. Plus de 80 p. 100 de ces espèces se rangent dans trois Ordres : Lépidoptères, Coléoptères et Diptères. Cette liste montre à quel point les efforts de recherche ont été orientés par les besoins de l'Entomologie appliquée.

Par comparaison, les travaux sur les Arachnides apparaissent fort réduits : vingt-cinq espèces d'Acariens et deux espèces d'Araignées.

Parcourir la liste des recettes donne à la fois une idée de l'extraordinaire variété des ingrédients utilisables et de la richesse d'imagination des Entomologistes. En fait, la formulation des divers milieux répond à l'un des trois buts suivants : soit la production de masse avec un prix de revient minimum ; soit la production comme mode d'individus vigoureux sans que le prix soit un facteur limitant ; soit enfin la connaissance des besoins alimentaires grâce à l'utilisation de constituants chimiquement définis.

En dehors de ces formulations de régimes artificiels, le livre comporte des chapitres courts mais fort intéressants sur les techniques de préparation des milieux, le rôle des facteurs physiques, des phagostimulants des micro-organismes, des symbiotes, etc. Souvent, le lecteur regrettera de ne pas trouver des informations plus détaillées mais cet inconvénient n'est pas très important dans la mesure où des références bibliographiques précises permettent d'approfondir chacun de ces sujets. On trouve enfin des renseignements utiles sur la composition de certains mélanges salins ou vitaminiques du commerce ainsi que sur l'existence de milieux tout préparés, vendus par des firmes commerciales qui, malheureusement pour les chercheurs français, sont toutes situées aux Etats-Unis.

En définitive, cet ouvrage répond bien au but qu'il s'était fixé : une documentation précise et mise à jour jusqu'en 1976, concernant les techniques d'élevage artificiel des Arthropodes terrestres. Les Entomologistes qui sont toujours confrontés avec des problèmes d'élevage auront intérêt à parcourir ce livre et surtout à pouvoir en disposer afin de s'y référer chaque fois que le besoin s'en fera sentir.

J. D.

DE BRUIN, A. — *Biochemical Toxicology of environmental agents*. Amsterdam, Elsevier, 1976, 1 546 p.

Depuis quelques années, la pollution de l'environnement et les manifestations toxiques qui y sont associées suscitent les réflexions d'un public de plus en plus étendu et l'intérêt accru de la communauté scientifique. Le nombre croissant de travaux sur ce sujet, la quantité sans cesse grandissante des composés chimiques utilisés et répandus et la variété des organismes susceptibles d'être affectés, rendent extrêmement difficile une information exhaustive et aisément accessible. Le monumental ouvrage de A. de Bruin s'est fixé pour objectif cette toxicologie biochimique de l'environnement, actuellement en pleine expansion, qui se propose de détecter les lésions chimiques et d'expliquer le mode d'action des toxiques au niveau moléculaire. La rédaction de ces 1 500 pages, auxquelles s'ajoutent plus de 13 000 références et un index détaillé, représente une véritable performance de la part de l'auteur. Il est certain, et souhaitable que cet ouvrage constitue une référence de base pour tous ceux qui sont intéressés et concernés par les problèmes de la pollution de l'environnement.

J. L. R.

Contents

R. BOURNOVILLE. — Study of seasonal dynamics of a population of <i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris in lucerne fields. Role of natural enemies	1
A. KERMARREC, A. ABUD-AUTUN. — Parathion sensitivity variations according to hour in <i>Acromyrmex octospinosus</i> Reich (Formicidae, Attini)	29
Y. LAUDÉHO, C. LIAROPOULOS, M. CANARD. — Diurnal rhythm in emergence from fruits of last instar larvae of the Olive fruit fly <i>Dacus oleae</i> (Gmel.) (Diptera, Trypetidae) during autumn	37
M. LARAICHI. — The influence of the host on fecundity of three <i>Ooencyrtus</i> species, oophagous parasites of wheat bugs.	51
M. LARAICHI. — Influence of host numerical density on fecundity of three <i>Ooencyrtus</i> species, oophagous parasites of the wheat bugs.	63
M. LARAICHI. — Influence of host distribution in time on fecundity of three <i>Ooencyrtus</i> (Hym. Encyrtidae), oophagous parasites of the wheat bugs.	69
J. C. MALAUSA. — Study of diapauses on life cycle of <i>Procrustes coriaceus</i> L. (Coleoptera carabidae)	77
G. STREBLER. — Osidasic activity of the digestive enzymes of <i>Schistocerca gregaria</i> Forsk. New quantitative data.	85
D. PÉPIN. — Structure of hare populations in autumn in different agrosystems.	97
G. PLANTEVIN. — Influence of a cold treatment on the moults, growth and development of <i>Galleria mellonella</i> L.	113
A. G. MANOUKAS, A. GRIMANIS, B. MAZOMENOS. — Inorganic nutrients in natural and artificial food of <i>Dacus oleae</i> larvae (Diptera, Tephritidae)	123
G. BIWER, C. DESCOINS, Martine GALLOIS, E. PRIESNER, J.-P. CHAMBON, G. GENESTIER, M. MARTINEZ. — Study of the sex pheromone blend produced by the virgin female of the cereal tortrix : <i>Cnephasia pumicana</i> Zeller	129
Technical note :	
S. GRENIER, P. OGIER. — Description on an automatic collector for controlling the emergence of flies	139
Books review	147

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) résumé (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) introduction dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) techniques expérimentales et matériel utilisé, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) résultats, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) discussion et conclusions ; f) titre et résumé anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) remerciements pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) références bibliographiques.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUFONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit × 0,5, soit × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS. — 5-1978

Dépôt légal : 2^e trimestre 1978. N° d'impression : 25197

CPPAP n° 47721

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1978	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n°s par an.....	287 F	315 F	69 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 n°s par an.....	287 F	315 F	69 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n°s par an.....	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n°s par an.....	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n°s par an.....	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n°s par an.....	223 F	247 F	69 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n°s par an.....	223 F	247 F	69 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n°s par an.....	254 F	281 F	85 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n°s par an.....	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 n°s par an (1).....	300 F	330 F	65 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE (2)			

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique* doivent être adressés à :
« Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 JOUY-EN-JOSAS ».

(2) Les *Annales d'Hydrobiologie* cessent de paraître à partir de 1978.

APIDOLOGIE, 4 n°s par an — Abonnement : France : 64 F — Étranger sauf R. F. A. : 75 F
— Le numéro : France : 21 F — Étranger sauf R. F. A. : 27 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique , par J. Fournet. 1652 p., 1978.....	300,00 F
Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie , par H. Le Louarn et M.-C. Saint-Girons. 164 p., 1977.....	80,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et notice explicative , par M. Bournand, J.-P. Legros, J. Moineureau. 254 p. et une carte, 1977.....	53,50 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative , par J. Chrétien. 218 p. et une carte, 1977.....	53,50 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative , par J. Séguy. 152 p. et une carte, 1975.....	53,50 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative , par G. Callot. 171 p. et une carte, 1975.....	53,50 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative , par J. C. Favrot. 177 p. et une carte, 1974.....	53,50 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative , par J. Portier. 107 p. et une carte, 1974.....	53,50 F
Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux , Paris, 21-22 novembre 1973. 141 p., 1974.....	52,00 F
L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches . 266 p., 1974.....	35,00 F
Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides , Paris, 5-10 mars 1973. 762 p., 1973.....	150,00 F
Le Pois. Etude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français , par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974.....	150,00 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae) , par J. M. Gourreau. 223 p., 1974.....	85,00 F
Les arbres et arbustes acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté , par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973.....	58,85 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse , Nouzilly, 14-16 déc. 1972. 258 p., 1973.....	120,00 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales , Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition INRA-CNRS. 549 p., 1973.....	160,50 F
Recherches acridiennes à Madagascar . 262 p., 1972.....	80,00 F
IV^e Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne , Colmar 16-18 juin 1970. 211 p., 1972.....	60,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Table des matières

R. BOURNOVILLE. — Etude de la dynamique saisonnière d'une population du puceron du Pois <i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris dans les luzernières. Rôle des ennemis naturels	1
A. KERMARREC, A. ABUD-AUTUN. — Variations de la sensibilité au parathion selon l'heure chez <i>Acromyrmex octospinosus</i> Reich (<i>Formicidae</i> , <i>Attini</i>)	29
Y. LAUDÉHO, C. LIAROPOULOS, M. CANARD. — Etude, pendant la période automnale, du rythme de sortie hors des fruits des larves du dernier âge de la mouche de l'Olive <i>Dacus oleae</i> (Gmel.) (<i>Diptera</i> , <i>Trypetidae</i>)	37
M. LARAICHI. — Influence de l'hôte sur la fécondité de trois <i>Ooencyrtus</i> (Hym. <i>Encyrtidae</i>), parasites oophages des punaises des blés	51
M. LARAICHI. — Influence de la densité numérique de l'hôte sur la fécondité de trois <i>Ooencyrtus</i> (Hym. <i>Encyrtidae</i>), parasites oophages des punaises des blés	63
M. LARAICHI. — Influence de la répartition de l'hôte dans le temps sur la fécondité de trois <i>Ooencyrtus</i> (Hym. <i>Encyrtidae</i>), parasites oophages des punaises des blés	69
J. C. MALAUSA. — Etude des dormances intervenant dans le cycle de développement de <i>Procrustes coriaceus</i> L. (<i>Coleoptera</i> <i>Carabidae</i>)	77
G. STREBLER. — L'activité osidasique des enzymes digestifs de <i>Schistocerca gregaria</i> Forsk. Données quantitatives nouvelles	85
D. PÉPIN. — Structure de populations de lièvres en automne dans différents agrosystèmes	97
G. PLANTEVIN. — Influence d'un refroidissement sur les mues, la croissance et le développement de <i>Galleria mellonella</i> L.	113
A. G. MANOUKAS, A. GRIMANIS, B. MAZOMENOS. — Eléments nutritifs inorganiques dans la nourriture naturelle et artificielle destinée aux larves du <i>Dacus oleae</i> (<i>Diptera</i> , <i>Tephritidae</i>) ... (en anglais)	123
G. BIWER, C. DESCOINS, Martine GALLOIS, E. PRIESNER, J.-P. CHAMBON, G. GENESTIER, M. MARTINEZ. — Etude de la sécrétion phéromonale de la femelle vierge de la Tordeuse des céréales : <i>Cnephasia pumicana</i> Zeller (<i>Lépidoptère</i> , <i>Tortricidae</i>)	129
Note technique :	
S. GRENIER, P. OGIER. — Description d'un appareil collecteur automatique pour contrôler l'émergence de mouches	139
Chronique des Livres	147

Les Annales de Zoologie, Ecologie animale figurent dans Current Contents